


MBL/WHOI
0 0301 0011931 9



REGENERATION

UND

TRANSPLANTATION.

VON

DR. E. KORSCHELT

PROFESSOR DER ZOOLOGIE IN MARBURG.

MIT 144 FIGUREN IM TEXT.





VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

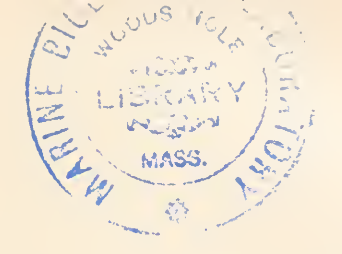
1907.

Vorwort.

Die Veranlassung zu den nachfolgenden Ausführungen gab ein Vortrag, der am 20. September 1906 in der Gesamtsitzung der naturwissenschaftlich-medizinischen Hauptgruppe auf der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Stuttgart gehalten wurde. Die damals gewählte Form ist im Ganzen hier beibehalten worden, doch erschien für diese gesonderte Veröffentlichung eine Erweiterung schon insofern geboten, als die Fülle des Stoffes eine ungemein reiche ist. Besonders auf dem Gebiet der Regeneration wurde in den letzten Jahren eine außerordentlich große Regsamkeit entfaltet, die eine ganze Reihe neuer und interessanter Fragestellungen veranlaßte, aber auch im Bereich der Transplantation fehlt es an solchen nicht, wie die spätere Behandlung einer Anzahl von Versuchsreihen zeigen wird. So ist es aus der Menge des vorhandenen Materials und der großen Vielseitigkeit der zu behandelnden Fragen erklärlich, wenn diese Ausführungen umfangreicher ausfielen, als dies von vornherein beabsichtigt war. Daß sie sich nicht auf die Tiere beschränken, sondern auch die Pflanzen heranziehen und in einer kürzeren Übersicht die Kristalle berücksichtigen, soweit sich zu den Regenerationserscheinungen der letzteren Analogien auffinden lassen, erscheint durch das Vorhandensein von mancherlei Beziehungen und Vergleichspunkten zwischen den betreffenden Vorgängen, zumal der Tiere und Pflanzen, gerechtfertigt.

An allgemeinen und zusammenfassenden Darstellungen der Regenerations- und Transplantations-Erscheinungen, besonders der ersteren, fehlt es übrigens nicht. Wenn hier eine ebensolche gegeben wird, so erklärt es sich zum Teil aus dem vorerwähnten äußeren Anlaß, vor allem aber daraus, daß infolge der eifrigen und erfolgreichen

Arbeit einer großen Anzahl von Forschern das Bild des Ganzen schon in verhältnismäßig kurzer Zeit wieder eine recht erhebliche Änderung erfahren hat. Von allgemeinen Darstellungen, welche das Gebiet der Regeneration für sich oder in Verbindung mit Ausführungen verwandter Natur behandeln, seien diejenigen von Barfurth, Driesch, Morgan und Przibram genannt, wie auch Weismann von seinem besonderen Standpunkt das Regenerationsproblem recht ausführlich darstellte und Goebel dies von demjenigen des Botanikers aus unternahm. Die Transplantationserscheinungen bei den Pflanzen wurden in Vöchtings großem Werk ausführlich behandelt; von denen der Tiere und vor allem des Menschen gab Marchand eine eingehende Darstellung. Außerdem wird das ganze Gebiet oder werden einzelne seiner Teile mehr oder weniger ausführlich besprochen in den Referaten und Lehrbüchern von Aschoff, Delage, Garré, Jost, E. Küster, Maas, Magnus, Němec und Pfeffer. Es sei wegen dieser und anderer hier in Frage kommender, aber nicht besonders genannter Autoren, auf die beigegebenen Literaturverzeichnisse hingewiesen, doch soll noch besonders auf die alljährlich wiederkehrenden Berichte von Barfurth aufmerksam gemacht werden, welche ebenso wie Drieschs bereits einigemale wiederholten kritischen Referate, ein höchst wertvolles Mittel zur Orientierung in der ungemein ausgebreiteten und auf verschiedene andere Gebiete übergreifenden Literatur darbieten. Hier kann von der Literatur nur ein verhältnismäßig geringer Teil mitgeteilt werden, indem allein die für die Art der Behandlung in Frage kommenden Schriften Erwähnung finden. Diese aufzuführen erschien jedoch wünschenswert und für denjenigen notwendig, welcher sich an der Hand des hier Gebotenen noch weiter aus den Originalarbeiten unterrichten oder solche Angaben und Untersuchungen aufsuchen möchte, die in den vorliegenden Ausführungen keine eingehendere Würdigung finden konnten.



Inhalt.

Zu denjenigen Problemen der Biologie, welche seit jeher die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich zogen und zu deren Lösung diese immer wieder von neuem zurück kehrten, gehören auch die Regeneration und Transplantation, diese beiden, durch mancherlei Beziehungen eng mit einander verbundenen Gebiete organischen Geschehens. Wegen des zum Teil recht eigenartigen Verlaufs ihrer Bildungsvorgänge, aber auch wegen ihrer medizinisch-praktischen Bedeutung erregten sie nicht nur das Interesse der Naturforscher und Ärzte, sondern bis zu einem gewissen Grade auch dasjenige der Laien. Allerdings war diese Anteilnahme hauptsächlich einigen, besonders fesselnden, in ihrem Verlauf höchst überraschenden Erscheinungen zugewandt, während eine Reihe anderer Probleme noch immer ihrer Lösung harrt. Gerade jetzt aber treten beide Gebiete wieder mehr in den Vordergrund, da in den einzelnen Zweigen der Biologie die kausale Betrachtungsweise eine immer größere Geltung gewann und der dadurch hervorgerufene hohe Aufschwung der experimentellen Richtung, besonders in der entwicklungsgeschichtlichen Forschung, auch auf sie im hohen Maße belebend einwirkte und dies um so mehr, als beide Gebiete dem Experiment nicht nur zugänglich sind, sondern sogar in ihrer Fragestellung und deren Beantwortung zumeist auf ihm beruhen.

Für die hier einzuschlagende Betrachtungsweise empfiehlt es sich, die Behandlung des Regenerationsproblems vorausgehen zu lassen, weil dadurch das Verständnis des anderen, von ihm mehr oder weniger abhängigen, wesentlich erleichtert wird [1]).

Regeneration.

Im Laufe ihres Lebens sind die meisten Organismen allen möglichen Fährlichkeiten ausgesetzt, die ihren Körper in der verschiedensten Weise schädigen können. Sind diese Schädigungen mit dem Verlust von Teilen ihres Körpers verbunden und werden diese ersetzt, so pflegt man ganz allgemein von einer „Regeneration“ dieser verloren gegangenen Teile zu sprechen. Regeneration heißt „Wiedererzeugung“ und dieses Wort ist gut gewählt, denn mit der „Erzeugung“ scheint es etwas geheimnisvolles anzudeuten, welches der Vorgang tatsächlich an sich hat. Der Ersatz pflegt in der Weise zu erfolgen, daß die neugebildeten den verloren gegangenen Teilen in Form und Struktur der Hauptsache nach gleichen. Wie kommt es und welche Einrichtungen ermöglichen es, daß von abweichend gestalteten Partien des Körpers her neue Teile in derselben Form wie die verloren gegangenen wieder entstehen und wie diese mit dem Organismus ein einheitliches Ganze bilden? Diese Frage ist besonders bedeutungsvoll und trifft den Kern des Regenerationsproblems; sie wird dadurch noch schwieriger, daß die Wiederbeschaffung der bereits vorhanden gewesenen Teile auch an solchen Organismen erfolgt, die völlig erwachsen und geschlechtsreif sind, ihre Entwicklung also schon längst abgeschlossen haben, so daß Neubildungsvorgänge an ihren Körper nicht mehr zu erwarten sind.

Die Regeneration ist eine der gesamten Organismenwelt zukommende Erscheinung und schon daraus geht hervor, daß ihr Verlauf ein sehr verschiedenartiger sein muß. Dementsprechend ist denn auch der Begriff dessen, was man unter Regeneration zu verstehen

hat, sehr verschieden aufgefaßt worden. Darauf einzugehen wird im Verlauf dieser Betrachtungen noch wiederholt Gelegenheit und erforderlich sein, zunächst konnte von Regeneration nur ganz allgemein als von dem Ersatz verloren gegangener Teile gesprochen werden.

Ersatz verloren gegangener Teile und Regeneration bei den Pflanzen.

Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, daß die Pflanzen in hohem Maße befähigt sind, verloren gegangene Körperteile wieder neu zu bilden. Abgebrochene Zweige sowie andere Sproßteile oder Wurzeln werden durch neue ersetzt; vollständig von den Zweigen entblößte Stämme, Bäume und Sträucher, die dicht über dem Erdboden abgeschnitten wurden, sehen wir aus den Stammresten und Wurzelstöcken neue Sproße treiben. Dabei werden freilich die entfernten oder verletzten Teile nicht eigentlich als solche wieder neu gebildet oder ergänzt, sondern zumeist durch die Entwicklung anderer Anlagen ersetzt. Die Pflanzen bewerkstelligen nämlich den Ersatz verloren gegangener Teile gewöhnlich nicht von der Wundfläche her, sondern auf eine in mancher Beziehung einfachere Weise, indem sie Nebensprosse und Adventivknospen anstatt jener zur Ausbildung bringen und somit nicht im eigentlichen Sinne „regenerieren". Ein sehr bekanntes und lehrreiches Beispiel hierfür ist dasjenige des abgeschnittenen Hauptsprosses am Koniferenstamm, der durch allmähliches Aufrichten eines der annähernd horizontal gestellten Seitenzweige ersetzt wird, wobei dieser seinen dorsoventralen Bau aufgibt und den radiären Bau des Hauptsprosses annimmt, ihm also sehr ähnlich wird. Dieser bei der Tanne und Fichte leicht zu beobachtende Vorgang fehlt anderen Koniferen, z. B. der Auracarie, und wird bei ihr dadurch ersetzt, daß nach Entfernung des Hauptsprosses aus Blattachseln am Scheitel des stehen gebliebenen Restes, also aus hier vorhandenen Adventivknospen, eine oder mehrere dem verlorenen Scheitelsproß gleichende Bildungen hervorwachsen [Vöchting 1904][2]).

„Jeder Baum besitzt (namentlich im unteren Teil der Jahrestriebe) tausende von schlummernden Knospen, die bei ungestörtem Verlauf der Vegetation überhaupt nicht zur Entwicklung gelangen, aber kürzere oder längere Zeit hindurch entwicklungsfähig bleiben und bei Verletzungen des Baumes auch wirklich austreiben“, um die Neubildungen zu liefern, welche durch den Verlust jener Teile nötig geworden sind; „sie stellen gewissermaßen Organreserven dar, die nur unter bestimmten Umständen mobilisiert werden“. In Anlehnung an Goebels Darstellung (1902) sei dieses Verhalten mit einigen instruktiven Beispielen belegt. So bildet die Staude von *Aconitum napellus* im Frühjahr an der Basis des austreibenden Sprosses die Anlage für die Pflanze des nächsten Jahres in Gestalt einer Seitenknospe, die einer rübenförmig verdickten Wurzel aufsitzt. Wird die Knospe mitsamt der Wurzel entfernt, so bildet sich eine andere, sonst nicht zur Entwicklung gelangende in ähnlicher Weise aus. — Desgleichen erfolgt bei unseren Erdorchideen die Bildung einer neuen Knolle, wenn die junge, für das nächste Jahr bestimmte Knolle rechtzeitig entfernt wird. „In beiden Fällen wird die Entwicklung eines anderen, sonst ruhenden Vegetationspunktes angeregt und in bestimmte, durch Periodizität der Organbildung bestimmte Bahnen gelenkt.“

Die Vegetationspunkte, aus welchen die Neubildungen hervorgehen, sind häufig sehr klein und ganz verborgen, daher oft nur schwer auffindbar; zuweilen repräsentieren sie nur einen kleinen Zellenkomplex oder bestehen aus einigen wenigen Zellen. An den Blättern mancher Pflanzen, welche wie die *Farne*, *Begonien*, *Bryophyllum*, *Drosera*, *Nymphaea*, *Cardamine*, *Nasturtium* und andere die Fähigkeit besitzen, wenn sie abgeschnitten wurden (oder unter bestimmten Umständen an der Pflanze selbst) neue Sprosse zu treiben (Fig. 1—3), pflegen deren Anlagen für gewöhnlich nicht sichtbar zu sein, sondern treten erst später hervor. Zumeist finden sich diese Vegetationspunkte in der Nähe der Blattrippen, brauchen aber nicht immer Beziehungen zu Stiel und Basis des Blattes aufzuweisen, sondern entstehen nach H. Winklers Beobachtungen an *Torenia asiatica*, einer Scrophulariacee, sowohl am Stiel, an der Basis wie an der Spitze, aber auch an beliebigen Punkten der Blattspreite und zwar in größerer Anzahl

gleichzeitig an den verschiedensten Stellen des Blattes (Fig. 1). Sie werden durch rasch aufeinanderfolgende Teilungen der Epidermiszellen an der Blattoberseite gebildet, wobei die Bildung eines Vegetationspunktes von einer einzigen Zelle ausgehen kann, wie dies bei den Adventivsprossen mancher Begonienblätter zu beobachten ist; meist aber treten vier bis fünf Zellen zu einem Vegetationspunkt zusammen. Allmählich erheben sich dann die durch Zellvermehrung vergrößerten Sprosse als flach gewölbte Protuberanzen über die Oberfläche der Blattspreite oder des Blattstieles und gelangen hier zu weiterer Ausbildung, wobei einzelne Sprosse den anderen vorauseilen und manche auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium stehen bleiben (Fig. 1). Es können Hunderte solcher Sprosse auf einem Blatt sitzen, meist aber ist ihre Zahl eine geringere.

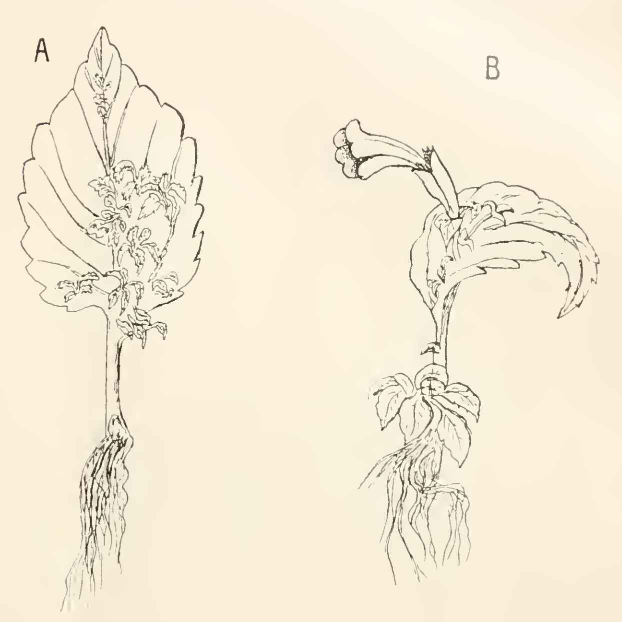


Fig. 1. Blattstecklinge von *Torenia asiatica*, *A* mit Sprossen über Haupt- und Seitennerven, *B* mit Sprossen an Stielbasis, Stiel- und Blattspreite, sowie mit einem größeren blütentragenden Sproß (nach H. Winkler 1903).

Das Beispiel von *Torenia* zeigt, daß es oft sehr schwierig ist, die Neubildungen auf bestimmte Anlagen zurückzuführen, denn hier wie bei *Begonia* sind es Gruppen weniger Zellen und sogar einzelne Zellen, aus denen sich die Sprosse entwickeln. Festzustellen, aus welcher Art Anlagen die Neubildungen hervorgehen, wird schon aus diesem Grunde in vielen Fällen sehr schwierig sein. Man hat diese Anlagen, die Vegetationspunkte, vielfach als im embryonalen, Meristemzustand befindlich angesehen, in welchem sie von der Entwicklung

des betreffenden Organs her geblieben wären. Nun wird aber für bestimmte Fälle andererseits ganz ausdrücklich angegeben, daß sich die Sprosse nicht auf embryonal gebliebene Zellenkomplexe zurückführen ließen, sondern daß sie aus bereits differenzialen Zellen hervorgingen, so entstehen z. B. nach Winkler bei *Drosera capensis* an beliebigen Punkten der Blattoberseite Vegetationspunkte und Sprosse durch Teilung aus „normal differenzierten" Epidermiszellen.

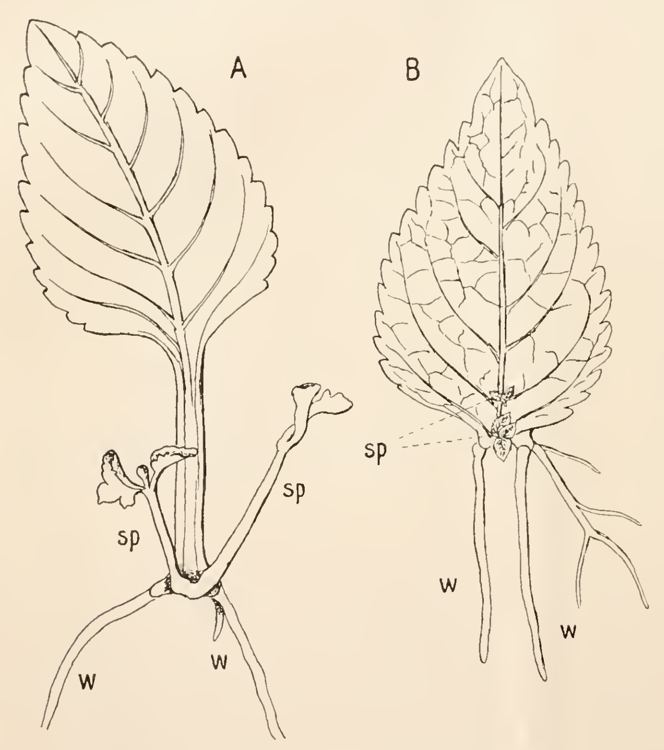


Fig. 2 *Torenia Fournieri.* Blätter mit Adventivsprossen (*sp*) und Wurzeln (*w*), *A* an der Basis des Blattstiels, *B* (nach Entfernung des Blattstiels) an der Basis der Blattspreite, (nach Goebel 1904).

Immerhin ist es auffällig, daß bei den Blättern, welche zur Hervorbringung von Sprossen befähigt sind, diese häufig an bestimmte Stellen wie an die Blattbasis (Fig. 2 u. 3) oder an den Verlauf der Blattnerven gebunden sind, an denen vermutlich die Ausbildung und Differenzierung der Blattorganisation erst am spätesten erfolgte und die möglicherweise als Stellen embryonal gebliebenen Gewebes anzusehen sind. Mit solchem Gewebe vergleichbar ist jedenfalls dasjenige des über den Wundflächen sich bildenden, aus anscheinend ganz undifferenzierten Zellen bestehenden Callus, aus welchem man Neubildungen verschiedener Art hervorsprossen sieht. Um wenigstens einen dieser für unsere Betrachtung nicht bedeutungslosen Fälle

herauszugreifen, wähle ich die von H. Winkler beschriebenen, an Blättern und Ranken von *Passiflora coerulea* auftretenden Neubildungen. Von den Blättern sei nur erwähnt, daß sie nach Ablösung und Einpflanzung Sprosse hervorbringen, welche nach ihrer Qualität der Stellung entsprechen, die den betreffenden Blättern früher an der Pflanze zukam. Es wird auf dieses Verhalten bei Besprechung des Einflusses, welchen der Fortpflanzungszustand auf die Regeneration hat, noch zurückzukommen sein (S. 158).



Fig. 3. *Cardamine pratensis*, oberer Teil eines Blattes, an dem sich spontan Adventivsprosse ausgebildet haben; die dunkleren Punkte auf den Blattspreiten bezeichnen die Anlagen von Adventivsprossen (nach Goebel 1904).

Obwohl es offenbar sehr schwierig und anscheinend bis dahin nicht gelungen ist, Ranken irgendwelcher Pflanzen zur Sproßbildung zu veranlassen, waren Winklers Versuche mit Ranken der Passionsblume dennoch von Erfolg begleitet. Die Ranken wurden, noch ehe sie eine Stütze gefaßt hatten, vom Stock abgeschnitten und in feuchtem Sand kultiviert; sie rollten sich spiralig ein und verholzten, blieben aber frisch und bildeten nach wenigen Wochen einen unregelmäßig gestalteten, weißen Callus, aus dem erst spät, nämlich nach Verlauf von 3 bis 4 Monate eine Wurzel und wiederum mehrere Monate später ein oder zwei Sprossen hervorkamen (Fig. 4). Hier wie in anderen derartigen Fällen müssen also Anlagen vorhanden gewesen oder an indifferenten Zellen entstanden sein, aus denen Wurzeln und Sprosse hervorgingen. Insofern hier die Neubildung der betreffenden Teile aus einem Gewebe geschieht, welches über einer Wundfläche ent-

standen war, zeigt dieser Ersatz verloren gegangener Teile schon eher eine gewisse Übereinstimmung mit einem Regenerationsvorgang im eigentlichen Sinne, aber da die Vegetationspunkte aus wenigen oder einzelnen Zellen hervorgehen können, bleibt auch in solchen Fällen die Vermutung bestehen, daß äußerst kleine und versteckte Anlagen die Ursache jener Neubildungen waren. Unterstützt wird diese Vermutung noch dadurch, daß von der Wundfläche gewöhnlich nicht **ein** Sproß oder **eine** Wurzel ausgeht, sondern deren mehrere und oft eine ganze Anzahl gebildet werden (Fig. 5), die dann (und

Fig. 4.

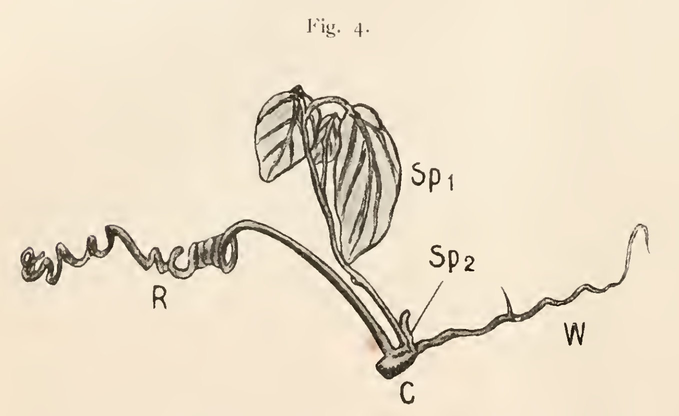


Fig. 5.

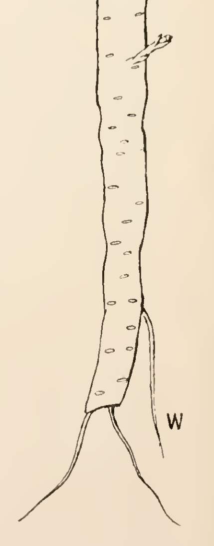


Fig. 4. *Passiflora coerulea* L. Ranke (*R*), die im Oktober 1902 isoliert und im Juni 1903 gezeichnet wurde. Aus dem basalen Callus (*C*) sind zwei Sprosse (Sp^1 und Sp^2) und eine Wurzel (*W*) hervorgewachsen (nach H. Winkler 1905).

Fig. 5. Stück einer Wurzel von *Populus dilatata* mit dem Sproßpol nach oben, mit der Wurzelspize nach unten gerichtet (in normaler Stellung). An dem die obere Schnittfläche bedeckenden Callus entstehen Sprosse (*sp*), am unteren Ende Wurzeln (*w*) (nach Vöchting 1878).

auch sonst) nicht die Breite der Wundfläche aufweisen, sondern vielmehr weit hinter ihr zurückstehen. Es sind dünne Sprosse, die sich von der Wundfläche erheben, während bei den Tieren das Regenerat, welches den verloren gegangenen Teil ersetzen soll, mit breiter Basis und dem Umfang der Wundfläche ungefähr entsprechend, dieser aufzusitzen pflegt (Fig. 48—50, S. 78 ff.). Auch in dieser Hinsicht erfolgt also der Ersatz verloren gegangener Teile bei den Pflanzen in anderer Weise als dies bei den Tieren der Fall ist.

Mit Recht hat man von seiten der neueren Autoren auf botanischem und zoologischem Gebiet Neubildungen wie diejenigen, von denen einige hier charakterisiert wurden, nicht als durch eigentliche Regeneration entstanden angesehen. In besonders entschiedener Weise betont Goebel neuerdings wieder den Unterschied, welcher bei der „Regeneration" zwischen höheren Pflanzen und Tieren besteht und der nach seiner Auffassung darin begründet ist, daß die Pflanzen auch dann noch, wenn sie bereits Geschlechtsorgane hervorbringen, embryonales Gewebe in ihren Vegetationspunkten besitzen und also (in dem von den Tieren gebrauchten Sinn) noch nicht erwachsen sind. Während bei den Tieren die Neubildungen im allgemeinen von der Wundfläche aus erfolgen, sucht die Pflanze die verloren gegangenen Teile durch „Aktivierung" der Reservevegetationspunkte zu ersetzen. Aber auch am Pflanzenkörper gibt es, wenn freilich anscheinend in recht beschränktem Umfang, Vorgänge, welche mit denen bei der Regeneration der Tiere eine größere Übereinstimmung besitzen und wohl als Regeneration im eigentlichen Sinne bezeichnet werden können. Sie werden am besten durch die Spaltung peripherer Partien des Pflanzenkörpers, z. B. von Stammspitzen, Wurzelenden oder Blättern hervorgerufen.

Wird z. B. die köpfchentragende Stammspitze der Sonnenrose, *Helianthus annuus*, in sehr frühem Stadium, wenn sich die Köpfchenanlage äußerlich an der Knospe noch kaum abzeichnet, der Länge nach gespalten, so tritt während des weiteren Wachstums an den Schnittflächen beider Hälften ein Verschluß der Wunde und durch Neubildung nicht nur der Epidermis, sondern auch der Leitbündel ein teilweiser Ersatz der verloren gegangenen Partien ein (Lopriore, Berthold, Peters, Kny). Hier gehen also die Neubildungen direkt von der Wundfläche aus und verlaufen somit unter dem Bilde einer Regeneration, wie sie am Tierkörper so häufig ist. Gewiß wird auch hier eine Neubildung von Teilen, wie die von Hüllblättern und Blüten, durch Adventivknospen erfolgen, die sich im Verborgenen vorfanden, wie überhaupt das Vorhandensein wenn nicht embryonaler, so doch zum mindesten bildungsfähiger Zellen für die Möglichkeit und den

günstigen Ablauf dieser Neubildungsvorgänge erforderlich ist. Letzteres gilt auch für die Wurzelspitze, eines der bekanntesten und am genauesten untersuchten Beispiele für „echte Regeneration“ am Pflanzenkörper (Prantl, Lopriore, Simon, Němec).

Die Wurzel enthält zumal an ihrer Spitze sehr viel bildungsfähiges Gewebe, was sich in der Art und dem Verlauf ihrer Regeneration bei verschiedenen Verletzungen ausspricht; die Neubildung vollzieht sich auf verschiedene Weise, je nachdem die Wurzelspitze weiter distal- oder proximalwärts abgeschnitten wird. Geschieht dies sehr weit distal, also kurz oberhalb des Vegetationspunktes, so treten in

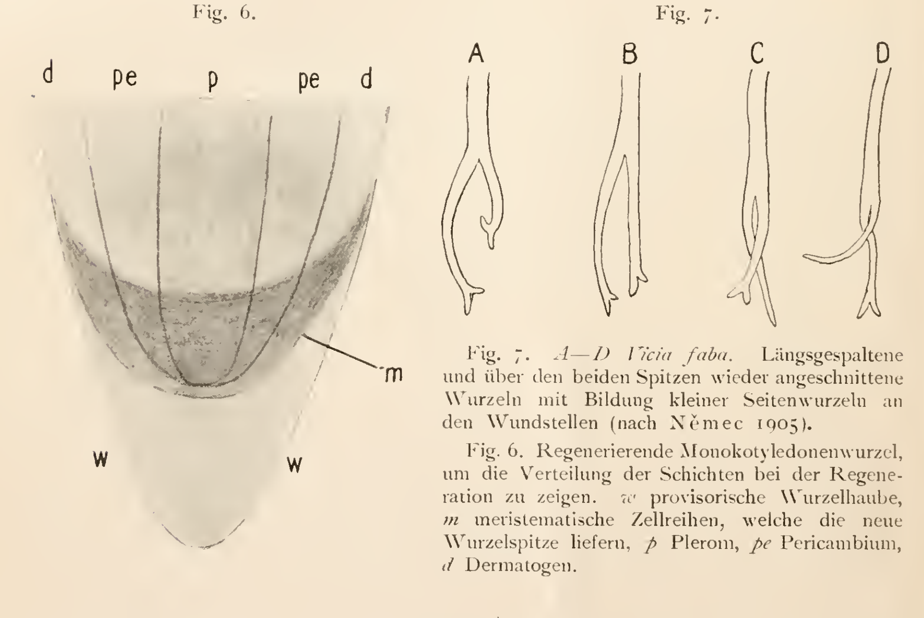


Fig. 7. *A—D Vicia faba.* Längsgespaltene und über den beiden Spitzen wieder angeschnittene Wurzeln mit Bildung kleiner Seitenwurzeln an den Wundstellen (nach Němec 1905).

Fig. 6. Regenerierende Monokotyledonenwurzel, um die Verteilung der Schichten bei der Regeneration zu zeigen. *w* provisorische Wurzelhaube, *m* meristematische Zellreihen, welche die neue Wurzelspitze liefern, *p* Plerom, *pe* Pericambium, *d* Dermatogen.

den Rindenschichten und in den der Wunde benachbarten Zellen Teilungen und Streckungen ein, die zu einem Wundverschluß in Form einer Art Callus, der sog. provisorischen Wurzelhaube, führen. Unter ihr erfolgen dann weitere Teilungen in den Zellen des Dermatogens, Pericambiums und Pleroms, wodurch die richtige Struktur und Anordnung der Zellschichten in der Wurzelspitze wieder hergestellt und diese selbst also regeniert wird; die provisorische Wurzelhaube ist dabei allmählich abgestoßen worden. Dieser zu einem in Form und Struktur regelrechten Ersatz der Wurzelspitze führende Vorgang verläuft auch insofern unter dem Bild einer „echten Regeneration“, als

bei ihm die Neubildung im ganzen Umfang der Wundfläche erfolgt (Fig. 6), im Gegensatz zu den oben erwähnten Sproß- und Wurzelbildungen, bei denen dies durchaus nicht der Fall ist (Fig. 5). Dieses Verhalten wurde vorher mit demjenigen der „Regenerationsknospen" der Tiere verglichen, welche die ganze Breite der Wundfläche einzunehmen pflegen (Fig. 48—50 S. 78). Solche Vergleiche liegen auch noch in anderer Beziehung nahe, indem nach den Beobachtungen von Němec an Schrägschnitten durch die Wurzelspitze der Regenerationsvorgang in die äußerste Spitze des Wurzelstumpfes verlegt wird und eine derartige Konzentration des Regenerationsvorgangs an die distalsten Partien auch bei Tieren vorkommt (vgl. S. 80).

Auch bei einer Spaltung der Wurzelspitze findet eine Ergänzung beider Hälften durch Neubildung von den einzelnen Gewebselementen her, also ebenfalls eine Regeneration im eigentlichen Sinne statt und durch Wunden, welche unweit der Wurzelspitze angelegt werden, lassen sich seitlich hervorwachsende, neue Wurzelspitzen hervorrufen, die im ganzen auf ähnliche Weise zustande kommen (Němec, Fig. 7, *A—D*). Diesen Erscheinungen nicht unähnliche Vorgänge werden bei der Regeneration der Tiere beobachtet, bei denen ebenfalls von einer zweifachen Wundfläche ausgehend sog. „Doppelbildungen" zustande kommen, worauf bei Besprechung der letzteren noch ausführlich zurück zu kommen sein wird (S. 133 ff.).

Erfolgt das Abschneiden der Wurzel etwas mehr proximal, also weiter von der Spitze entfernt, so nimmt die Beteiligung der einzelnen Schichten an der Neubildung der Wurzelspitze, besonders diejenige des Pleroms (mit der Entfernung vom Vegetationspunkt) immer mehr ab und es ist hauptsächlich das Pericambium, das sich noch daran beteiligt, d. h. diejenige Schicht, welche auch sonst die Nebenwurzeln liefert. Damit kommt man auch für die Neubildung an den Wurzeln der Herkunft aus embryonalen Anlagen wieder nahe, die an diesen höheren Stellen als Adventivbildungen von Seitenwurzeln schon vorhanden sein konnten. Letztere können dann, zumal wenn das Abschneiden der Hauptwurzel noch weiter proximal erfolgte, einfach zu deren Ersatz Verwendung finden, so daß sich dann ähnliche Verhältnisse ergeben, wie sie weiter oben für den Ersatz des verlorenen Hauptsproßes durch einen Seitensproß geschildert wurden.

Als Beispiel „echter Regeneration" bei Pflanzen hat man auch den zuweilen vorkommenden Ersatz verloren gegangener Teile von Blattspreiten betrachtet, wie er von Hildebrand, Winkler und Goebel bei *Cyclamen*, besonders aber von Goebel und Figdor an Farnblättern beobachtet wurde. Im allgemeinen pflegen die Blätter nicht regenerationsfähig zu sein und es ist eine bekannte Tatsache, daß Blätter, von denen Stücke abgerissen oder die sonstwie verletzt wurden, diesen Verlust nicht wieder herstellen, doch gibt es auch von dieser Regel gewisse Ausnahmen.

Die wenigen Blätter der ersten Vegetationsperiode und besonders das einem gestielten Laubblatt gleichende erste Keimblatt von *Cyclamen persicum* zeigen bei dem vollständigen (nicht beim teilweisen) Verlust

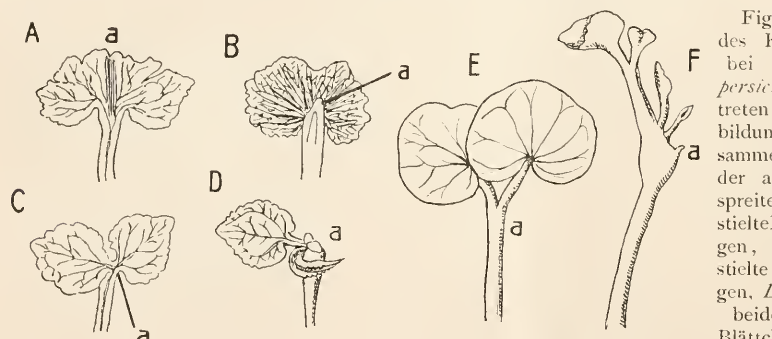


Fig. 8. Ersatz des Keimblattes bei *Cyclamen persicum*. *A* Auftreten der Neubildungen im Zusammenhang mit der alten Blattspreite, *B* ungestielte Neubildungen, *C* kurzgestielte Neubildungen, *D* eines der beiden neuen Blättchen gestielt. *E* zwei gestielte neue Blättchen, *F* mit mehreren Neubildungen auf einem gemeinsamen Stiel. *a* Stelle, an der die Blattspreite abgeschnitten wurde (nach Goebel 1902).

der Blattspreite deren vom Blattstiel und zwar vom Ansatzpunkt der Spreite ausgehenden Ersatz, welcher in Form eines ungeteilten, zweilappigen oder auch doppelt gestielten Blattes erfolgt (Fig. 8 *A*, *B*, *C*, *D*, *E*), allerdings auch auf unregelmäßigere Weise unter Bildung mehrerer neuer Blättchen verlaufen kann (Fig. 8 *F*), die aber nach Hildebrands neuester Mitteilung (1906) ganz regelmäßig in Form eines Laubblattes ausgebildet sein können und sich dann als vier kleine gestielte Blättchen am Stumpf des Kotyledon zeigen (Fig. 9). Das letztere Verhalten, d. h. die Entstehung zweier und mehrerer Blättchen an Stelle der alten Blattspreite (Fig. 8 *D*—*F*), sowie das Ausgehen der Neubildung nicht eigentlich von den verletzten, sondern von den Partien seitlich am Blattstiel, an denen normaler Weise die Spreiten-

bildung gehemmt ist, die aber noch entwicklungsfähig sind, läßt den Vorgang einem derjenigen Forscher, die ihn genauer untersuchten, nämlich Goebel (1905) wie auch dem Entdecker dieser Erscheinung (Hildebrand 1898 und 1906) als echten Regenerationsprozeß doch wieder zweifelhaft erscheinen. Es ist richtig, daß einem solchen die Regeneration an der Blattspreite bei Farnen, wie sie ebenfalls von Goebel (1902 und 1905) und neuerdings auch von Figdor (1906) beschrieben wurde, mehr entspricht.



Fig. 9. *Cyclamen Miliarakisii* mit 4 unter der abgebrochenen Blattspreite der Kotyledonen hervorgesproßten gestielten Blättchen und den ersten nach dem Kotyledon entstandenen Laubblatt (rechts) (nach F. Hildebrand, 1906).

Fig. 10. Blatt von *Polypodium heracleum* mit gespaltener Spitze, deren Spalthälften sich zu vollständigen Blattspreiten ergänzten, d. h. rechts und links Fiederblättchen hervorbrachten (nach Goebel, 1902).

Regenerationsversuche an Farnblättern betrachtete Goebel deshalb als sehr aussichtsvoll, weil diese im Gegensatz zu den Blättern höherer Pflanzen, die ihr Wachstum verhältnismäßig früh abschließen, ein Spitzenwachstum zeigen und somit an ihrer Spitze bildungsfähiges

Gewebe aufweisen. Wurden sie von der Spitze her gespalten, so ließ sich von dem dabei getroffenen embryalen Gewebe ein Ersatz der verloren gegangenen Partien erwarten, wie er bei den an *Polypodium heracleum* unternommenen Versuchen auch wirklich eintrat; jede der beiden Teilhälften ergänzte von der Wundfläche aus mehr oder weniger den verloren gegangenen Teil der Blattspreite mit seinen Fiederblättchen (Fig. 10). Das gleiche Resultat ergaben die auf ähnliche Weise an den ungeteilten Blättern des *Scolopendrium scolopendrium* angestellten Versuche von Figdor (Fig. 11). Ähnlich wie bei der Wurzelspitze verläuft der von der ganzen Wundfläche unter Beteiligung der betreffenden Gewebe erfolgende Ersatz völlig unter dem Bilde der Regenerationsvorgänge, wie sie von den Tieren bekannt sind und man wird sie daher, wie es von seiten der botanischen Autoren geschah, als „echte Regeneration“ ansprechen dürfen.

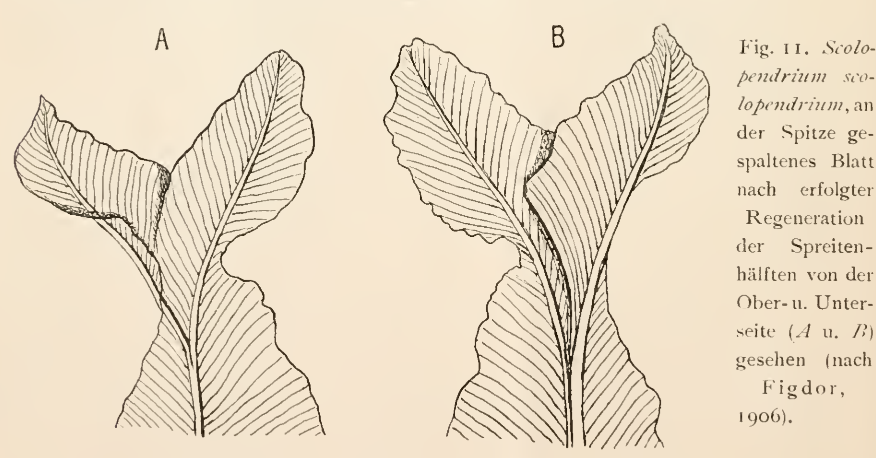


Fig. 11. *Scolopendrium scolopendrium*, an der Spitze gespaltenes Blatt nach erfolgter Regeneration der Spreitenhälften von der Ober- u. Unterseite (*A* u. *B*) gesehen (nach Figdor, 1906).

Auf verschiedene andere Vorgänge bei der „Regeneration“ der Pflanzen wird im Vergleich mit entsprechenden Erscheinungen bei den Tieren im Laufe dieser Betrachtungen noch wiederholt zurück zu kommen sein.

Regeneration an Kristallen.

Zum Vergleich und um möglicherweise zu einer bessern Erklärung der an den Organismen beobachteten Regenerationsprozesse zu gelangen, hat man ähnliche Erscheinungen herangezogen, die als

Ersatz verloren gegangener Teile von den Kristallen schon längst bekannt sind[3]). Die Kristalle wurden bereits von den alten Naturforschern als in sich abgeschlossene Individuen betrachtet und als solche mit den organischen Individuen in Beziehung gebracht. Das ist bis in unsere Zeit immer wieder geschehen, so widmete E. Haeckel dem Vergleich der Kristalle mit Organismen wiederholt (in der „Generellen Morphologie“ wie auch später) sehr ausführliche Darlegungen und H. Spencer suchte in seinem Prinzipien der Biologie den Ersatz verlorener Gewebsteile der Organismen auf ähnliche Kräfte zurückzuführen, wie sie am Kristall wirken, wenn abgebrochene Partien an ihm ergänzt werden. Es ist nur natürlich, daß jetzt, da der Aufschwung der experimentellen biologischen Forschung ein erhöhtes Interesse an den Regenerationserscheinungen hervorgerufen hat und auf der anderen Seite O. Lehmanns Entdeckung der flüssigen und fließenden Kristalle zu einer Vergleichung mit den organischen Individuen geradezu herausfordert, diese von verschiedenen Seiten wieder aufgenommen wurde und mehr oder weniger lebhafte Zustimmung, aber auch zumal im Hinblick auf die Übereinstimmung der Regenerationserscheinungen manchen recht entschiedenen Widerspruch fand. Das Für und Wider kann hier nicht erörtert werden, sondern es sei in dieser Beziehung auf die Ausführungen von Rauber, Albrecht, Bütschli, Roux, Driesch, Barfurth, Morgan, Przibram, O. Lehmann und andern Forschern verwiesen.

Man hat auf einzelne Punkte, in denen Kristalle und Organismen überein zu stimmen scheinen, ein besonderes Gewicht gelegt. So verglich man das Ausgehen des Kristalls von einem „Kristallisationskern“ mit demjenigen vom Keim bei der Entwicklung des Organismus. Der Kristall hat wie der Organismus die Fähigkeit zu wachsen und sich in einer bestimmten Form auszubilden, wobei diese wie die ganze Struktur hauptsächlich von im Innern wirkenden Faktoren bestimmt werden. Mit dem Bekanntwerden der flüssigen und fließenden Kristalle hat sich die Zahl dieser Analogien noch vergrößert, indem ihnen (nach O. Lehmanns Darstellung 1904 und 1906) außerdem die Fähigkeit der Bewegung, des Wachstums durch Intussusception, zukommt, sowie die Rückkehr in den früheren Zustand bei

Gestalts- und Strukturveränderungen (Homöotropie), das Aufzehren eines Kristalls durch einen anderen bei direkter Berührung oder unter Vermittlung einer Lösung, wie es auch bei starren Kristallen beobachtet wird. Ferner ist ihnen das Verschmelzen zweier Individuen zu einem einzigen (Copulation) und die Selbstteilung eigen (Fig. 14 und 15 S. 19 u. 21). Es sind dies lauter Merkmale, die man sonst als den Organismen eigentümliche zu betrachten gewohnt war. Man wird kaum in Abrede stellen können, daß die Vergleichsmöglichkeiten und Beziehungen zwischen Organismen und Kristallen hierdurch ganz erheblich verstärkt und anscheinend viel engere als vorher geworden sind. Eine der Eigenschaften, welche mit Recht beiden zugeschrieben wird und die Übereinstimmung noch weiter erhöhen soll, nämlich die Fähigkeit der „Regeneration“ läßt sich begreiflicher Weise mit größerer Sicherheit bei den starren Kristallen verfolgen. Auf diesen Punkt in neuerer Zeit durch seine ausgedehnten Untersuchungen über Kristallregeneration immer wieder hingewiesen zu haben, ist besonders Raubers Verdienst.

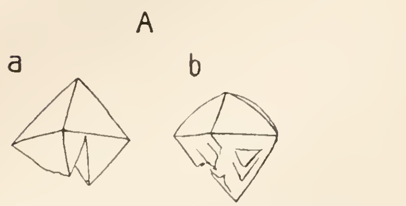
Wird ein Kristall mit verletzten Flächen, abgebrochenen Ecken oder Kanten in die gesättigte und dem Verdunsten ausgesetzte Lösung seiner Substanz gebracht, so werden aus der Mutterlauge, an Stelle der verloren gegangenen, neue Teile in einer der betr. Kristallform entsprechenden Anordnung abgelagert bezw. neu gebildet. Insofern dabei, wie beim Kristallisationsprozeß überhaupt, hinsichtlich des für die Fortführung dieses Vorgangs nötigen Materials der Kristall eine Wahl ausübt und nur die ihm gleichartigen Stoffe aus dem ihn umgebenden Lösungsgemisch entnimmt, läßt sich darin ein gewisse, wenn auch vielleicht sehr entfernte Ähnlichkeit mit der Wahlfähigkeit der Organismen bei der Aufnahme der ihnen zum Wachstum und zur Ausübung der übrigen Lebensprozesse nötigen Stoffe, z. B. bestimmter Salzlösungen durch die Zellen der Pflanzenwurzeln oder von besonderen Nährlösungen durch die Zellen tierischer Gewebe, erkennen.

Die „Regeneration“ vollzieht sich übrigens im Allgemeinen bei den Kristallen in der Weise, daß die Ablagerung nicht nur an den verletzten Teilen, sondern über die ganze Oberfläche des Kristalls erfolgt. Darin hat man mit Recht einen erheblichen Unterschied

mit der Regeneration der Organismen gefunden, bei denen sich die Neubildung auf die Wundstelle beschränkt, wenn nicht andere, mit dem Regenerationsprozeß der Kristalle aber gar nicht vergleichbare Neubildungsvorgänge hinzukommen. Übrigens muß hierzu bemerkt werden, daß nach allen darüber angestellten Beobachtungen an den Bruchstellen des Kristalls die Anlagerung von Substanz oft eine stärkere und das Wachstum ein rascheres ist, als an den natürlichen Flächen, doch erklärt sich diese Erscheinung durch die unregelmäßig gestaltete, mit Erhebungen und Einsenkungen versehene Bruchfläche. An dieser wie an der bei rascherem Wachstum auftretenden, zahlreiche kristallinische Vorsprünge zeigenden „Rauh- oder Wucherfläche" ist infolge der dadurch gegebenen Oberflächenvergrößerung die Gelegenheit zur Substanzanlagerung vermehrt und das Wachstum erscheint somit an den Bruchstellen als ein rascher fortschreitendes. Dieses Verhalten erklärt sich also aus rein physikalischen Gründen und erscheint insofern für den Vergleich mit den Neubildungen an Wundstellen der Organismen weniger bemerkenswert.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei neueren Versuchen über Kristallregeneration hinsichtlich einer Beschränkung der Neubildung auf die Bruchstelle. Da man gerade in der Verbreitung der Ablagerung neuer Substanz über die Gesamtoberfläche des Kristalls einen wesentlichen Unterschied mit der Regeneration an Organismen gesehen hatte, mußte es besonders interessieren, Fälle von einem nach dieser Richtung abweichenden Verhalten kennen zu lernen. Ein solches hervorzurufen, gelang Przibram, indem er künstlich verletzte Kaliumalaunkristalle in eine (durch Ölverschluß) vor Verdunsten geschützte Kalialaun- oder Chromalaunlösung brachte und dann eine Wiederherstellung der Octaederform an ihnen wahrnahm, ohne daß irgend eine Gewichtszunahme stattgefunden hatte (Fig. 12, *A*, *B*). Dabei war an anderen Stellen dieser Kristalle eine Abrundung der Ecken und das Auftreten von Lösungsdreiecken auf den Flächen zu bemerken (Fig. 12, *A* und *B*, *b*); es hatte sich also in der vor Verdunsten geschützten Mutterlauge eine Ablösung von Teilchen an anderen Stellen des Kristalls und eine Ablagerung an der Bruchstelle vollzogen, eine Herstellung somit nur an der letzteren und keine

Neubildung auf der gesamten Oberfläche. Mithin hat der Kristall gewissermaßen aus sich heraus, wenn auch unter Vermittlung der umgebenden Lösung, den Ersatz der verloren gegangenen Teile voll-



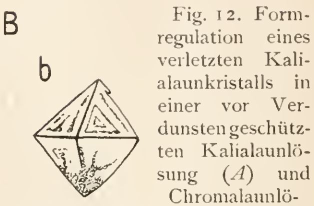


Fig. 12. Formregulation eines verletzten Kalialaunkristalls in einer vor Verdunsten geschützten Kalialaunlösung (*A*) und Chromalaunlösung (*B*). *Aa* am 1. Dezember 1903, Gewicht 1,3533 g; *Ab* am 21. April 1904, Gewicht 1,2603 g; *Ba* am 1. Dezember 1903, Gewicht 1,5221 g; *Bb* am 21. April 1904, Gewicht 1,3726 g (nach Przibram 1904).

zogen. In noch höherem Maße scheint dies bei verletzten Hämoglobinkristallen der Fall zu sein, welche als Kristalle eines vom Organismus produzierten Eiweißkörpers hier ein besonderes Interesse beanspruchen. Nach Przibrams Darstellung geht bei diesen in eine Nährlösung gebrachten Kristallen (übrigens auch dann, wenn letztere dem Verdunsten ausgesetzt ist), zunächst eine Ergänzung der verletzten Stellen vor sich, indem deren ganz unregelmäßige Form allmählich ausgeglichen wird und die Rhombenflächen wieder zum Vorschein kommen (Fig. 13 *A* und *B*). Nicht früher, ehe die regelmäßige Gestalt wieder hergestellt ist, erfolgt eine Größenzunahme des Kristalls an anderen Partien. Bei diesen Regenerationsvorgängen am Kristall scheinen übrigens gleichzeitig Umlagerungen von Teilen in seinen Inneren stattzufinden und wenn diese zur Wiedererlangung der Gestalt beitrügen, würde die Ähnlichkeit des Vorgangs mit der Regeneration bei den Organismen eine noch größere sein, da auch bei ihnen Umgestaltungen der vorhanden gebliebenen Teile eine gewisse Rolle spielen.

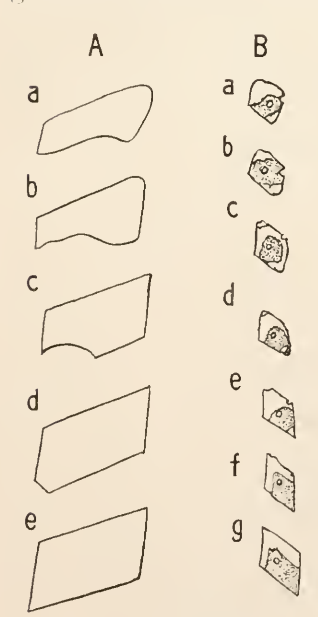


Fig. 13. Formregulationen von Hämoglobinkristallen, deren Wiederherstellung (*A*, *a*—*e* und *B*, *a*—*g*) sich in reichlich einer Stunde vollzog (nach Przibram 1904).

Noch anders verläuft die von O. Lehmann als Regeneration bezeichnete Wiederherstellung der Gestalt seiner flüssigen Kristalle, indem diese, wenn sie aus der Form gebracht werden, ohne Beteiligung ihrer Lösung und wohl durch eine gewisse Umlagerung der sie zusammensetzenden Teilchen ihre vorherige Gestalt wieder annehmen können. Hier fehlt also die Anlagerung von außen, es wirken nur innere Kräfte; freilich scheint es sich bei diesem Vorgang mehr um eine bloße Verschiebung, als um eine Neubildung von Teilen zu handeln, sonst würde er in noch höherem Maße mit den Regenerationsvorgängen der Organismen vergleichbar sein.

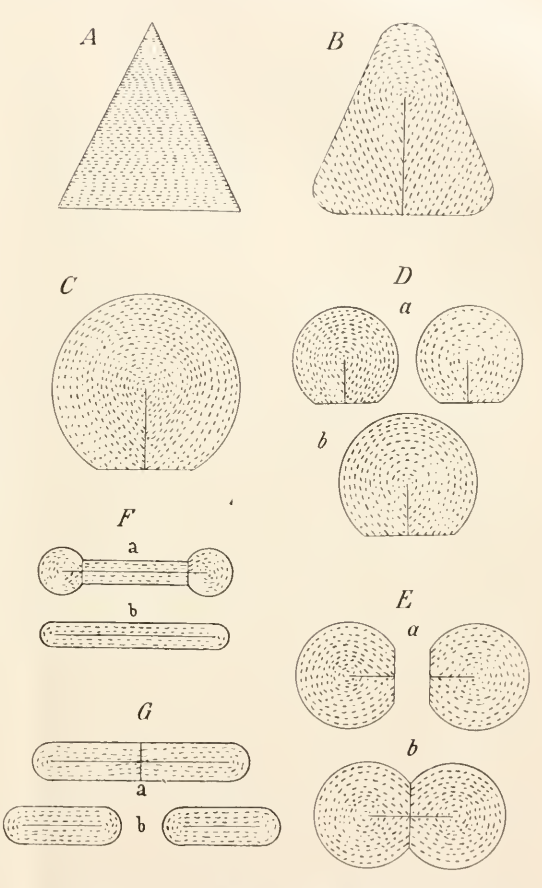


Fig. 14. Fließende Kristalle des Paraazoxyzimtsäure-Äthylester. Hemimorphe Pyramide (*A*); in allmählicher Annäherung an die Kugelform (*B*, *C*), zwei Kugeln (*a*), die sich zu einem einzigen Tropfen (*b*) vereinigen können (*D*); Vereinigung mit den Abplattungsflächen und Bildung eines Doppeltropfens (Zwilling) *E*; Ausgleichung der Hantelform zur Stabform (*F*); Teilung eines stabförmigen Kristalls in zwei solche (*G*); die Punktierung soll die Struktur, d. h. die Verteilung der kleinsten Teilchen angeben. (Nach O. Lehmann, 1906.)

Umgestaltungen an flüssigen Kristallen können sich z. B. in der Weise vollziehen, daß beim Zusammendrücken einer gerundeten Pyramide, wie sie in Fig. 14 *B* dargestellt ist, die Kugelform von Fig. 14 *C* zustande käme und diese beim Nachlassen des Druckes wieder in die frühere Form der abgerundeten Pyramide (Fig. 14 *B*) zurückkehrte. Bruchstücke grösserer Kristalle, in welche diese durch einen auf sie ausgeübten stärkeren Druck zer-

fielen, suchen alsbald die symmetrischen Formen wieder anzunehmen, was ihnen auch gelingt. Dieser Vorgang ist wiederum nicht unähnlich den vorerwähnten Umgestaltungen bei der Regeneration niederer Tiere, wovon später (S. 83 ff.) noch ausführlich die Rede sein wird.

Wenn auch die an den flüssigen Kristallen zur Wiederherstellung ihrer Gestalt sich abspielenden Vorgänge zum Teil nicht ohne weiteres unter den Begriff der Regeneration einzuordnen sind, so erscheinen sie doch jedenfalls wegen des Vergleichs zwischen Organismen und Kristallen von besonderem Interesse, weshalb hier auf einige im Hinblick auf diese Vergleichung besonders lehrreiche Gestaltsveränderungen flüssiger Kristalle hingewiesen sei. Ganz besonders geeignet hierfür sind die Kristalle des Paraazoxyzimtsäure-Äthylester, die für gewöhnlich hemimorphe Pyramiden darstellen (Fig. 14 *A*). Wenn sie sich bei etwas niedriger Temperatur ausscheiden, so scheinen sie nach O. Lehmann etwas vom Lösungsmittel in sich aufzunehmen und dadurch leichtflüssiger zu werden. Gleichzeitig wird die Anisotropie bezüglich der inneren Reibung geringer, die Gestalt des Kristalls nähert sich der Kugelform (Fig. 14 *B* u. *C*) mit einer der früheren Pyramide angehörenden platten Fläche. Zwei solche Kugeln vereinigt geben einen einheitlichen Tropfen Fig. 14 *D*, *a* u. *b*), doch können sich die Kugeln auch mit den abgeplatteten Flächen aneinander legen und so einen Zwilling liefern (Fig. 14 *E*, *a* u. *b*). Doppelkugeln mit einem verbindenden Zwischenstück vermögen sich zu einem in seiner Länge gleich dicken Stäbchen auszugleichen (Fig. 14 *F*) und dieses kann durch Teilung in zwei ebenfalls an den Enden abgerundete, entsprechend kleinere Stäbchen zerfallen (Fig. 14 *G*). Diese Beispiele für das weiter oben (S. 15 u. 16) besprochene Verhalten der flüssigen Kristalle lassen sich noch durch das bei ihnen zu beobachtende Zusammenfließen zweier oder mehrerer Individuen vermehren, welches eine gewisse Analogie mit dem bei Besprechung der embryonalen Transplantation zu erwähnenden Verschmelzen zweier Eier oder Embryonen (zur Bildung eines einheitlichen Tierindividuums) bietet. Ein derartiges Zusammenfließen von Kristallen beobachtete O. Lehmann beim Auflösen von ölsaurem Kali in einem Tropfen Alkohol unter dem Mikroskop und in noch instruktiverer Weise an den

schlanken Pyramiden des Ammoniumoleats, einer Art Schmierseife. Zwei solche, an einem Punkt zur Berührung kommende Kristalle schreiten in der Verschmelzung so lange fort, bis sich beide zu einem einzigen Individuum von einheitlicher Struktur vereinigt haben (Fig. 15 *A—E*).

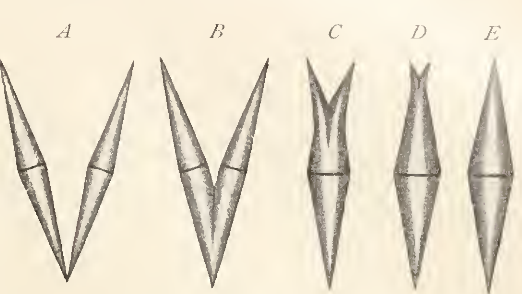


Fig. 15. Zwei „fließende Kristalle“ des Ammoniumoleats in den aufeinander folgenden Stadien der Verschmelzung (nach O. Lehmann 1906).

Innere richtende Kräfte, welche bei der Entstehung wie bei der Wiederherstellung des Kristalls den einzelnen Teilchen ihre Lage anweisen und die Form des Ganzen bestimmen, spielen offenbar wie bei den flüssigen, so auch bei den starren Kristallen eine wesentliche Rolle, da deren verschiedenartige Ausbildung gerade auf ihnen beruht. Es frägt sich, ob und inwieweit die bei der Regeneration der Kristalle und Organismen wirkenden Kräfte vergleichbar und möglicherweise sogar identisch sind. Man hat den Kristall wie den Organismus als ein in sich geschlossenes System bezeichnet, dessen Gleichgewicht durch Entfernen einzelner Teile so lange gestört erscheint, bis die verlorenen Teile wieder ersetzt wurden. Beim Organismus geschieht dieser Ersatz vom Körper selbst durch andersartige Verwendung, Mobilmachung oder Neubildung von Teilen, beim Kristall erfolgt sie hingegen (abgesehen vielleicht von den flüssigen Kristallen) durch Auflagerung neuer Teile von außen her und auch dann, wenn, wie bei der Organismenregeneration Bestandteile des Kristalls aufgebraucht werden (Fig. 12), gelangen sie dennoch nicht zu direkter Verwendung beim Neuaufbau der verlorenen Teile, sondern dieser vollzieht sich ebenfalls aus der umgebenden Lösung. Bis man noch genaueres über den Verlauf des Regenerationsprozesses an flüssigen Kristallen und die Art und Weise einer direkten Verwendung ihrer eigenen Körpersubstanz zum Ersatz der verloren gegangenen Teile erfährt, wird **der** Unterschied in der Regeneration der Kristalle und Organismen aufrecht zu erhalten sein, daß bei diesen der Ersatz vom Körper selbst bewerkstelligt wird, während er bei jenen von außen

her kommt. Wenn auch die Regeneration der Kristalle, so wie bei den Organismen unter Umständen nur an der Bruchstelle (nicht in Verbindung mit einer Ablagerung über die ganze Oberfläche) erfolgt, so sind es doch nicht wie beim Organismus die Partien in der näheren oder weiteren Umgebung der Wunde, welche diese zum Verschluß bringen und das Verlorene in irgend einer Weise wieder herzustellen suchen. Übrigens bleibt bei einem Vergleich der Regenerationsvorgänge von Kristallen und Organismen stets die Schwierigkeit bestehen, daß an dem in seiner ganzen Struktur sehr gleichartigen Kristall die Gestaltungsvorgänge an der Hand der physikalischen Gesetze leichter zu beurteilen sind, während es an dem weit komplizierter gebauten, in seinen einzelnen Teilen sehr verschiedenartigen und sogar die Struktur ändernden Körper der Organismen zumeist recht schwierig, wenn nicht unmöglich ist, das Walten dieser Gesetze an den sich vollziehenden Neubildungsvorgängen festzustellen. Freilich gilt diese Schwierigkeit nicht nur für die Beurteilung der Regenerationsvorgänge, sondern leider unterliegen ihr die im Organismus sich abspielenden Entwicklungs- und Gestaltungsvorgänge im allgemeinen. Dies im einzelnen zu behandeln, ist hier nicht der Ort, sondern es darf in dieser Beziehung auf die Ausführungen der weiter oben genannten Autoren, wie besonders auch auf die neueren, dahin zielenden, eingehenden Erörterungen von Roux verwiesen werden[3]).

Verbreitung der Regeneration und Historisches.

Schon aus den vorhergehenden Betrachtungen war zu entnehmen, daß die tierische Regeneration nach verschiedenen Richtungen hin Anknüpfungen bietet und es ist begreiflich, daß ein biologisches Problem, welches recht verschiedenartige Fragen von allgemeinem Interesse streift, schon sehr bald die Aufmerksamkeit der Naturforscher erregen mußte. Abgesehen von den sich eigentlich von selbst darbietenden Beobachtungen über den Ersatz verloren gegangener Körperteile, wie z. B. des Schwanzes der Eidechsen, wurden wirkliche Regenerationsversuche bereits im Jahre 1740 von Abraham Trembley am Süßwasserpolypen, der *Hydra*, angestellt, jener un-

gemein regenerationsfähigen und durch diese Eigenschaft sozusagen zum klassischen Objekt derartiger Untersuchungen gewordenen Tierform.

Trembleys Aufsehen erregende Versuche, durch welche gezeigt wurde, wie sich die *Hydra* in eine Anzahl einzelner Stücke zerlegen läßt und diese Stücke sich zu neuen Tieren ergänzen, bilden den Ausgangspunkt und die Grundlage für eine große Menge verschiedenartigster Regenerationsversuche, die im Lauf der Jahre eine Literatur von einem ganz enormen Umfang hervorgebracht haben. In der Tat mußte die Entdeckung, daß ein tierischer Organismus auf ähnliche Weise, wie man eine Pflanze durch Stecklinge vermehrt, auf künstlichem Wege in eine Anzahl von Teilstücken zerlegt werden kann, von denen jedes wieder zu einem vollständigen Individuum auszuwachsen vermag, ein weitgehendes Interesse hervorrufen, denn ein derartiges Verhalten ließ sich gar nicht mit den Eigenschaften vereinigen, die man bis dahin den tierischen Organismen zugeschrieben hatte. So ist es denn begreiflich, daß sofort und noch ehe Trembleys merkwürdigen Funde durch die Veröffentlichung weiteren Kreisen bekannt geworden waren, andere und zwar so hervorragende Naturforscher wie Réaumur und Bonnet, wenig später auch Spallanzani, auf den von ihm eröffneten Bahnen weiter schritten.

Auf Veranlassung Réaumurs experimentierten Guettard und B. de Jussieu schon im folgenden Jahre (1741) mit marinen Polypen und Seesternen, an denen sie zeigten, daß Teilstücke zu ganzen Individuen auswachsen können, welche Beobachtungen durch G. de Villars alsbald bestätigt wurden. Zu derselben Zeit, ebenfalls noch im Jahre 1741, wandte sich Ch. Bonnet anderen Objekten, nämlich den im Wasser lebenden Ringelwürmern, wohl *Lumbriculus*, zu und erzielte an ihnen ähnliche, später noch etwas genauer zu erwähnende Ergebnisse. Réaumur stellte bei den Regenwürmern ein sehr weit gehendes Regenerationsvermögen fest und bestätigte Trembleys überraschenden Versuche an *Hydra* (1742). Wie man aus seinem Werk entnimmt, waren ähnliche Versuche an Ringelwürmern des süßen Wassers zum Teil schon vorher (1739) von Lyonet und Mazolleni mit gutem Erfolg ausgeführt worden und einige Zeit

später (1771) wurden diese Beobachtungen durch O. Fr. Müllers Untersuchungen bestätigt und noch weiter ergänzt. Von den, wie man sieht, schon bald an recht verschiedenartigen Tierformen angestellten Regenerationsversuchen beanspruchten die von Spallanzani (1768) vorgenommenen insofern ein besonderes Interesse, als sie sich auch auf höhere, d. h. auf Wirbeltiere erstreckten. Spallanzani wies nach, daß Froschlarven und Salamander den abgeschnittenen Schwanz regenerieren und die letztgenannten Tiere dies auch mit den Gliedmaßen zu tun vermögen[4]).

Durch diese seit Mitte des 18. Jahrhunderts vorgenommenen Versuche wurde also erwiesen, daß die Fähigkeit, verloren gegangene Körperteile zu ersetzen, nicht nur bei so niederen Tierformen wie den Polypen, sondern auch bei höher stehenden Tieren wie Würmern, Echinodermen, Arthropoden, Mollusken, ja selbst bei den Wirbeltieren ausgebildet ist. In der Tat ist die Regenerationsfähigkeit bei den Tieren eine sehr weit reichende und nach unseren heutigen Erfahrungen können wir sagen, daß sie bis zu einem gewissen Grade allen Tieren, von den Einzelligen bis hinauf zu den höchsten Wirbeltieren eigen ist, wobei allerdings bemerkt werden muß, daß im allgemeinen das Regenerationsvermögen bei den niederen Tierformen ein weitgehenderes als bei den höheren und komplizierter gebauten zu sein pflegt. Wenn jene nach schweren Verletzungen und sehr beträchtlichen Verlusten von Körpersubstanz, die unter Umständen die Hälfte des ganzen Körpers und mehr betragen, das Verlorene wiederherzustellen und ganz wesentliche Teile neu zu bilden vermögen, so handelt es sich bei den höheren Tierformen gewöhnlich nur um den Ersatz verhältnismäßig geringer und solcher Körperpartien, die nicht von allzugroßer Bedeutung für das betr. Tier sind. Von diesem Zurücktreten der Regenerationsfähigkeit und deren Ausbildung bei den verschiedenen Tierformen wird später nochmals die Rede sein.

Regeneration an Zellen und einzelligen Tieren.

Da die Regeneration bei den niederstehenden und einfacher organisierten Tieren eine häufigere Erscheinung ist als bei den

höheren und komplizierter gebauten, so ist es erklärlich, daß sie auch unter den Protozoen eine weite Verbreitung zu haben scheint; dies ist aber insofern wieder von besonderem Interesse, als sie bei ihnen der einzelnen Zelle zukommt. Daß die Zelle als solche regenerationsfähig ist konnte schon vor längerer Zeit von den Botanikern an pflanzlichen Zellen festgestellt worden. Dabei handelte es sich zumeist um den Ersatz eines Teils oder der gesamten, auf künstlichem Wege entfernten Zellmembran. Bekannt sind in dieser Hinsicht besonders die Versuche von Klebs und anderen Forschern an Zellen von Algen, Farnprothallien, Moosblättern, Blättern von Elodea, Zellen von Wurzelhaaren und Pollenschläuchen verschiedener Dikotyledonen, bei denen mittelst Plasmolyse der Protoplast von der Zellmembran entfernt und daraufhin die Zellmembran neugebildet wurde (Fig. 23—25 S. 33). Ausgesprochener und mehr noch dem Bilde vom Verlauf der Regeneration entsprechend, wie man sie bei vielen Tieren zu sehen gewöhnt ist, erscheint der Ersatz künstlich entfernter Stücke der Zellmembran und des darunter liegenden Protoplasmakörpers, wenn sich die Wunde durch Neubildung der Membran kappenförmig schließt, wie man dies an Siphoneen und Phycomyceten beobachtet hat. An den Zellen der höheren Pflanzen scheint dieser Vorgang recht selten zu sein, doch ist derartiges gerade an solchen Zellen, nämlich an den Brennhaaren von *Urtica dioica* in sehr instruktiver Weise durch E. Küster beobachtet worden, indem hier zum Ersatz der abgebrochenen Spitze des Brennhaars von dessen Bruchstelle aus eine neue dünnwandige und etwas unregelmäßige Spitze entsteht (Fig. 16).

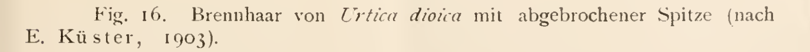


Fig. 16. Brennhaar von *Urtica dioica* mit abgebrochener Spitze (nach E. Küster, 1903).

Die Regenerationsfähigkeit einzelner Zellen des Metazoenkörpers festzustellen, ist ihrer geringen Größe wegen und weil sie im festen Verband liegen, zumeist undurchführbar, immerhin ist es versucht worden und bei den Eiern (als isolierten Zellen) gelungen, wie aus den wichtigen, von Boveri unternommenen und von anderen

Forschern fortgesetzten Experimenten hervorgeht. Es erwies sich als durchführbar, kernhaltige und kernlose Bruchstücke von Seeigeleiern (bis zu $^1/_{20}$ der normalen Eigröße) zu befruchten und zur Entwicklung zu bringen. Da man einen normalen, nur entsprechend kleineren Embroy (oder eine ebensolche Larve) aus ihnen hervorgehen sah, wird man eine Wiederherstellung ihrer Struktur nach geschehener Verletzung annehmen und diesen Vorgang als eine Art Regeneration der Zelle betrachten dürfen. Es ist dabei besonderes Gewicht darauf zu legen, daß es sich um die Verletzung der Eizelle selbst handelt und nicht eines aus mehreren oder vielen Zellen bestehenden Furchungsstadiums, da im letzteren Fall eine wesentlich andere Beurteilung eintritt. Zwar kann auch dann eine Verletzung von Zellen und eine Wiederherstellung ihrer Struktur stattfinden, hauptsächlich aber wird dabei die Weiterentwicklung ganzer Zellen oder Zellenkomplexe in Betracht kommen, die durch mechanische oder andersartige Eingriffe völlig oder teilweise isoliert wurden. Von diesen durch Roux, Driesch und eine große Zahl anderer Forscher unternommenen Versuchen kann hier nicht die Rede sein, vielmehr können diese in das Gebiet der Entwicklungsphysiologie gehörenden Fragen an einigen Stellen nur kurz gestreift werden.

Wenn Bruchstücke einer Eizelle sich weiter entwickeln und Embryonen oder Larven von normaler Gestalt aus sich hervorgehen lassen, so wird sicher eine gewisse Abrundung und Ergänzung in der Form und Struktur der Bruchstücke vorausgegangen sein. Kommt dabei in der Hauptsache wohl nur eine Umgestaltung vorhandener Teile in Frage, die übrigens mit den später zu besprechenden Formveränderungen regenerierender Teilstücke ein- und mehrzelliger Tiere eine gewisse Übereinstimmung zeigt, so wird man diese Wiederherstellung von Gestalt und Struktur doch immerhin als eine Regeneration der Zelle ansehen dürfen. Weit ausgesprochener hingegen und dem gewöhnlichen Begriff einer solchen viel mehr entsprechend, sind die Regenerationserscheinungen an den einzelligen Tieren, auf welche daher schon seit langem die Aufmerksamkeit der Forscher gerichtet war.

Nach den bekannten, schon vor längeren Jahren ausgeführten Versuchen von K. Brandt, M. Nußbaum, A. Gruber, Verworn, Balbiani und Hofer, die durch spätere Untersuchungen anderer Forscher (Lillie, Morgan, Prowazek, Stevens) ergänzt und bestätigt wurden, lassen sich sowohl die niedersten und am einfachsten gebauten Amöben, wie auch die am höchsten organisierten Protozoen (Ciliate Infusorien) in ein oder mehrere Teilstücke zerlegen, die sich zu durchaus lebensfähigen Tieren ergänzen [5]).

Die bekanntesten, gleichzeitig auch für die Erläuterung geeignetsten und lehrreichsten Versuche sind die von Gruber, Balbiani und einer Reihe anderer Forscher an den ciliaten Infusorien, besonders an *Stentor*, vorgenommenen Versuche. Dieses bei uns im süßen Wasser sehr verbreitete heterotriche Infusor erreicht die für ein einzelliges Tier recht beträchtliche Größe von 1 mm (im ausgestreckten Zustand) und erscheint schon dadurch für derartige Versuche sehr geeignet. Die Fesstellung und das Verständnis der Regenerationsvorgänge wird auch unterstützt durch die sehr charakteristische Körpergestalt des Stentors, dessen breites Vorderende das Peristomfeld mit der gut ausgebildeten Mundspirale zeigt, die in den Schlund hinabführt, während das zum Festheften benutzte Hinterende stark verschmälert ist (Fig. 17). Der Körper ist von zarten Wimpern bedeckt und längsgestreift, im Innern enthält er den rosenkranzförmigen Kern, mehrere Nebenkerne, die Nahrungsvakuolen und die kontraktile Vakuole.

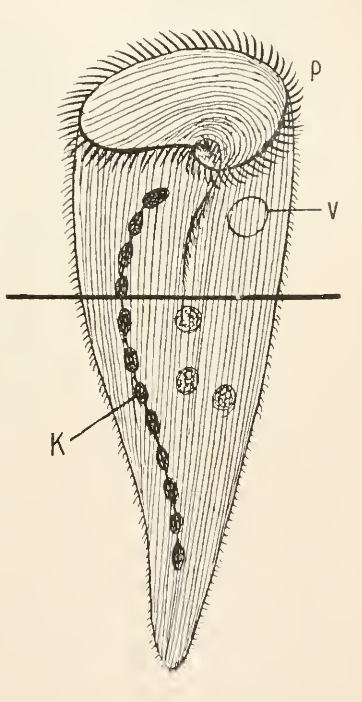


Fig. 17. Stentor mit Peristom (*p*), rosenkranzförmigen Kern (*K*) und kontraktiler Vakuole (*v*). Die dunkle Linie deutet die Durchschneidungsstelle an.

Wird ein Stentor oder eines der daraufhin untersuchten ciliaten Infusorien, die sich ganz ähnlich verhalten, durch einen queren Schnitt in zwei Teile zerlegt (Fig. 17), so ergänzt sich jedes der beiden Teil-

stücke schon nach etwa 24 Stunden zu einem ganzen, nur entsprechend kleineren Individuum, d. h. das Vorderstück bildet das zugespitzte Hinterende, das Hinterstück dagegen das Vorderende mit dem Peristomfeld und der kompliziert gebauten Mundspirale neu. Beide Körperenden werden ergänzt, wenn ein Stück aus der Mitte des Körpers herausgeschnitten wurde (Fig. 18 *b*). Das letztere Verhalten zeigt, daß auch eine Zerlegung des Körpers in mehr als zwei Stücke möglich ist. Bei einer solchen in drei Stücke durch zwei parallel geführte Schnitte (Fig. 18) erfolgen an dem vorderen und hinteren Stück ganz ähnliche Bildungsvorgänge wie die vorher erwähnten und alle drei Stücke ergänzen sich in der besprochenen Weise zu vollständigen, nur kleineren Stentoren (Fig. 18, *a*, *b*, *c*). Die Zerschneidung kann auch in anderer Richtung erfolgen, z. B. durch längs oder schräg geführte Schnitte geschehen (Fig. 19), wobei sehr verschiedenartig geformte Teilstücke erhalten werden, die unter Umständen alle in der Lage sind, neue Individuen aus sich hervorgehen zu lassen. So ist es gelungen, Stücke von Stentoren zur Regeneration zu bringen, die (nach F. Lillie) 70—80 μ im Durchmesser hatten und etwa $^1/_{27}$ vom Volumen des ganzen Stentors, nach Morgans Beobachtung sogar nur $^1/_{64}$ des Körpers ausmachten.

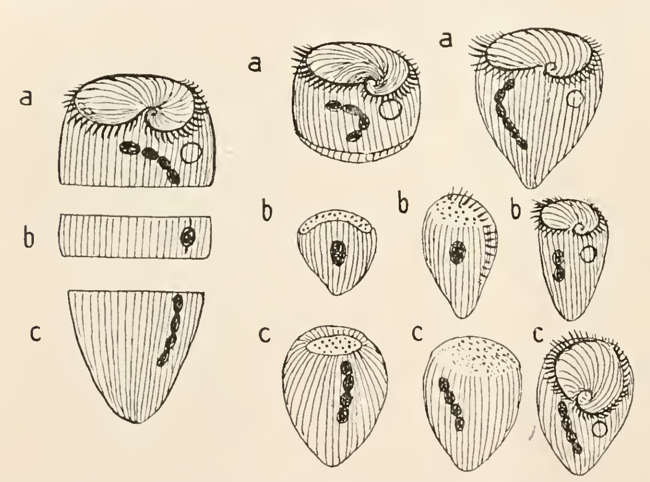


Fig. 18. Stentor durch zwei quere Schnitte in drei Teilstücke (*a*, *b*, *c*) zerlegt, die im Begriff sind, sich zu entsprechend kleineren Stentoren (*a*, *b*, *c*) zu ergänzen (nach A. Gruber, 1893).

Die Hervorbringung ganzer Tiere aus so kleinen Teilen erinnert an Boveris bekannte und schon vorher erwähnte Versuche, bei denen aus Bruchstücken von Seeigeleiern bis zu $^1/_{20}$ des ganzen Eivolumens noch Larven gezogen werden konnten. Auch die Entwicklung von

Embryonen oder Larven aus den isolierten Zellen der 8-, 16- und 32 zelligen Furchungsstadien verschiedener Tiere zum Vergleich heranzuziehen, liegt nahe, obwohl allerdings in diesem Fall der beträchtliche Unterschied hinzukommt, daß bereits vorher eine Teilung der Zelle erfolgte und es sich also nicht um Bruchstücke einer Zelle, sondern nur um die Lösung des Zusammenhangs der, freilich unmittelbar vorher aus einer Zelle, der befruchteten Eizelle, hervorgegangenen Blastomeren eines Furchungsstadiums handelt.

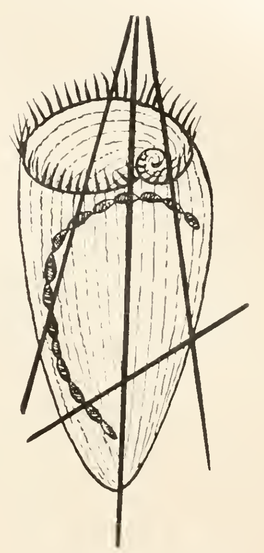


Fig. 19. Stentor, mittelst mehrerer (durch die dunklen Linien markierter) Schnitte in eine Anzahl kernhaltiger Teilstücke zerlegt.

Die am Körper einzelliger Tiere eintretenden Regenerationsvorgänge können von recht beträchtlichen Umbildungen begleitet sein; besonders ist dies auch bei den Infusorien und speziell beim *Stentor* der Fall, um bei diesem Beispiel zu bleiben. Es treten nicht nur die erwähnten Neubildungen am Vorder- und Hinterende ein (Fig. 18), sondern auch die an dem betreffenden Teilstück erhalten gebliebenen Partien erfahren gewisse Umgestaltungen. Abgesehen von den an den Schnittflächen zu bewerkstelligenden Ergänzungen und Strukturveränderungen des Zellkörpers und seiner einzelnen Teile, besonders des lokomotorischen und nutritiven Wimperapparats, müssen die stehen gebliebenen Teile verlagert und umgearbeitet werden, um sie für die Bedürfnisse des verkleinerten Stückes geeignet zu machen. Es ist begreiflich, daß ein relativ kleines Vorderstück von *Stentor*, welches einen erheblichen Teil der Mundspirale trägt, mit dieser nichts rechtes anzufangen weiß, sie also zu verkleinern und seinem stark verringerten Umfang entsprechend herzurichten sucht. Ähnliches gilt für den Kern und dessen Verhältnis zum Cytoplasma, wie überhaupt dieses Verhältnis, mehr als dasjenige anderer Teile zueinander, für den günstigen Verlauf und glücklichen Abschluß der Regeneration von großer Bedeutung ist. So erfährt gerade der Kern während der Regeneration gewisse Verlagerungen, Reduktionen und Massen-

zunahmen, je nachdem dies durch sein Größenverhältnis zu dem vorhandenen Cytoplasma bedingt und für den Vollzug der betreffenden Bildungsvorgänge erforderlich ist. Auch können die letzteren durch den Umfang der im regenerierenden Teilstück enthaltenen Kernmasse unter Umständen wesentlich beeinflußt werden.

Die neugebildeten Teile werden übrigens nicht immer in einer ihrer endgültigen Lage entsprechenden Stellung angelegt, so kann das Peristom seitlich zur Ausbildung kommen, um erst nachträglich an das Vorderende verlagert zu werden (Morgan, Gruber, Prowazek, Stevens). Ganz ähnliche Erscheinungen wie die hier von den Protozoen angedeuteten trifft man auch bei der Regeneration des Metazoenkörpers in Form weitgehender Umgestaltungen und Verlagerungen (vgl. weiter unten S. 83), doch darf dabei nicht außer acht gelassen werden, daß sich diese Umbildungen hier an der Zelle, dort an dem vielzelligen Körper vollziehen und dadurch die Bedingungen wesentlich andere sind. **Ein** Faktor ist jedenfalls bei der an der Zelle sich abspielenden Regeneration ganz eigenartig, nämlich die Einflußnahme des Zellkerns auf ihren Verlauf. Daß dem Kern in dieser Beziehung eine gewisse Bedeutung zukommt, wurde schon früher bemerkt, jedoch ist sie in Wirklichkeit noch eine viel weiter gehende.

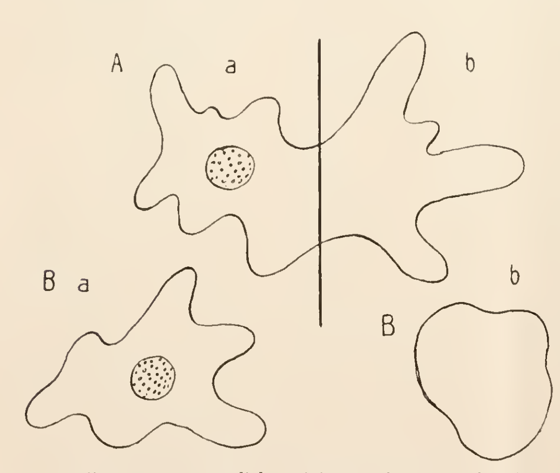


Fig. 20. Künstliche Teilung einer Amöbe (*A*) in ein kernhaltiges (*B*, *a*) und kernloses Teilstück (*B*, *b*) (nach A. Gruber, 1886).

Bei den vorher geschilderten, sich zu vollständigen Tieren ergänzenden Teilen einzelliger Tiere, besonders des Stentors, handelte es sich immer um kernhaltige Stücke (Fig. 17—19), doch lassen sich auch kernlose Teilstücke vom Körper eines Protozoons abtrennen. In recht instruktiver Weise hat man diesen Versuch bei Amöben

vorgenommen, indem man mit einem feinen Messer oder einer zugeschärften Nadel die Amöbe so durchschnitt, daß sie in eine kernhaltige und eine kernlose Hälfte zerlegt wurde (Fig. 20). Darauf nimmt das kernhaltige Stück alsbald die typische Amöbenform wieder an, bewegt sich in der gewöhnlichen Weise und nimmt Nahrung auf, unterscheidet sich also in nichts von einer normalen Amöbe (Fig. 20 u. 21). Anders verhält sich hingegen das kernlose Teilstück. Es bewahrt die Fähigkeit, Pseudopodien auszusenden, nur noch kurze Zeit, rundet sich dann ab und bewegt sich kaum oder überhaupt nicht mehr (Fig. 21, *b*); es vermag auch keine Nahrung aufzunehmen und

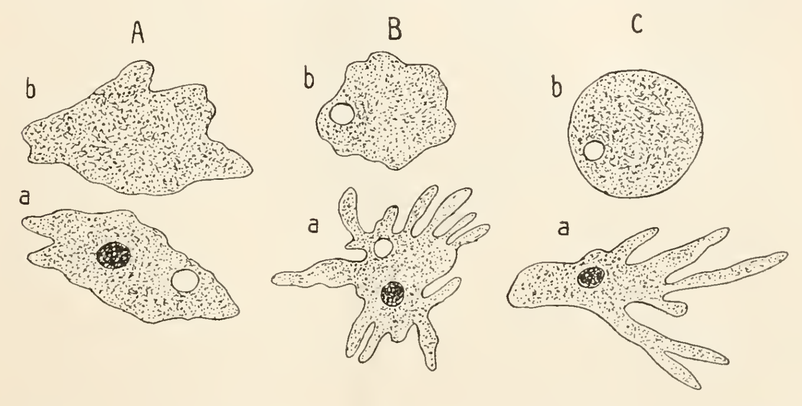


Fig. 21. *Amöba proteus.* *A* unmittelbar nach der Teilung, *B* am zweiten Tage nach der Teilung, *C* am dritten Tage; *a* kernhaltiges, *b* kernloses Teilstück (nach Hofer, 1889).

die bereits aufgenommenen Nahrungskörper nicht mehr zu verdauen, muß also schließlich zu Grunde gehen. Der Kern erweist sich somit auf die Ausübung der genannten Funktionen von großem Einfluß und ohne ihn kann eine erfolgreiche Regeneration des Teilstückes jedenfalls nicht zustande kommen.

Im ganzen entsprechend, nur bei dem höher organisierten Tier mehr in die Augen fallend, liegen die Verhältnisse bei dem vorher als Beispiel gewählten *Stentor*. Während bei ihm die kernhaltigen Stücke in der früher beschriebenen Weise regenerieren (Fig. 18), schließen die durch geeignete Schnittführung gewonnenen kernlosen Stücke zwar ihre Wunden und stellen infolgedessen einen kleinen, freilich ganz unvollkommen ausgestatteten *Stentor* dar (Fig. 22, *a* u. *b*), aber eine eigentliche Regeneration wie bei den kernhaltigen

Stücken erfolgt nicht und zwar auch dann nicht, wenn diese Stücke, wie es unter Umständen der Fall sein kann, einen recht beträchtlichen Umfang aufweisen. Solche unvollkommen regenerierte Teilstücke können zwar noch eine Zeitlang leben und herumschwimmen, aber eine Regeneration des Wimperapparates, der kontraktilen Vakuolen, vor allen Dingen des Kernes und der sonstigen Organula kommt nicht zustande, wenn sie nicht bereits im Gange war. Allmählich machen sich auch degenerative Veränderungen am Körper geltend (Fig. 22); das Cytoplasma unterliegt einem blasigen Zerfall und die Teilstücke gehen allmählich zu Grunde. Der Einfluß des Zellkernes nicht nur auf die Verrichtungen des Körpers, sondern auch auf dessen Fähigkeit, verloren gegangene Teile zu ersetzen, liegt hier klar zu Tage und wurde außerdem durch eine Reihe anderer Versuche an verschiedenen Protozoen erwiesen.

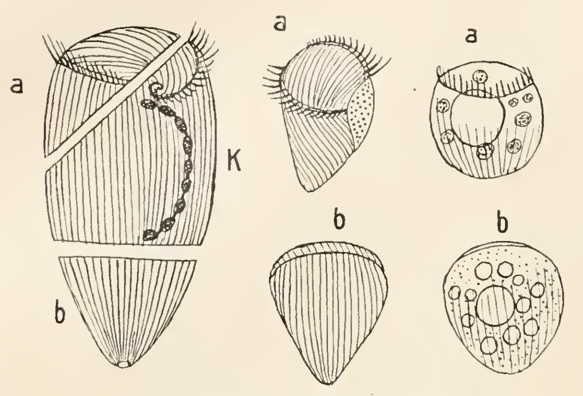


Fig. 22. Ein durch einen schrägen und einen queren Schnitt in ein größeres kernhaltiges und zwei kleinere kernlose Stücke (*a* und *b*) zerlegter Stentor. Die beiden letzteren regenerieren nicht und verfallen einer blasigen Degeneration (nach A. Gruber 1893).

Die an einzelligen Tieren über den Einfluß des Kernes auf die Regenerationsfähigkeit und das Erhaltenbleiben verletzter Zellen gemachten Beobachtungen werden durch diejenigen, welche man an Pflanzenzellen gewonnen hat, durchaus bestätigt. Bei ihnen handelt es sich hauptsächlich wieder um den Ersatz der für sie so bedeutungsvollen Zellmembran. Schon durch die älteren Untersuchungen von Schmitz an Siphonocladiaceen und die von Klebs an *Zygnema*, *Spirogyra* und anderen Algen war erwiesen und durch weitere Beobachtungen anderer Autoren bestätigt worden, daß Bruchstücke von Zellen sich nur dann zu lebensfähigen und neuen selbständigen Zellen zu ergänzen und eine Membran um sich zu bilden vermögen, wenn

sie im Besitz von Kernen sind (Fig. 23—25). Kernlose Stücke solcher Zellen können zwar recht lange ihr Leben fristen und unter Einwirkung des Lichtes sogar in ihren Chromatophoren Stärke bilden,

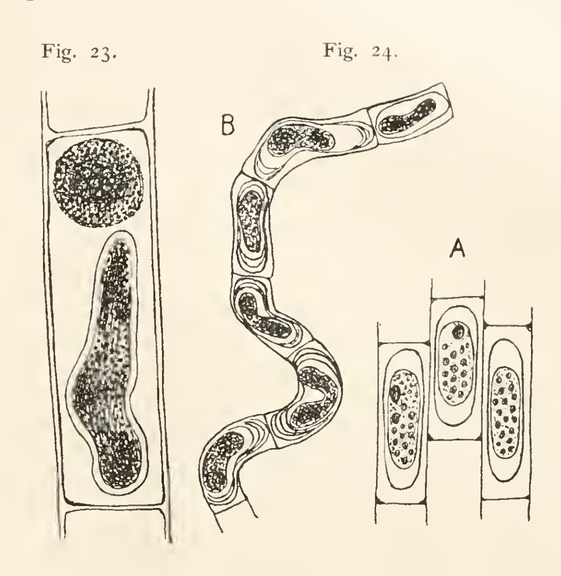


Fig. 23. Zelle eines Zygnemafadens nach Plasmolyse in konzentrierter Zuckerlösung; der Protoplast ist in ein kernhaltiges, eine neue Membran bildendes und in ein membranlos bleibendes, kuglig abgerundetes Stück zerfallen (nach Klebs).

Fig. 24. Bildung der neuen Zellhaut. *A* als zartes, aber scharf umschriebenes homogenes Häutchen an Zellen von Blättern der *Elodea canadensis* nach Plasmolyse mit Zuckerlösung und späterer Einwirkung von konzentrierter Salpetersäurelösung. *B* *Zygnema*faden nach Plasmolyse mit neugebildeten, an den Enden der Protoplasten mehrfach geschichteten Zellhäuten (nach Klebs).

aber die Neubildung der Membran und damit die dauernde Lebensfähigkeit ist ihnen versagt (Fig. 23 u. 25 *A*). — In sehr schöner Weise wird die Bedeutung des Kerns für diese Neubildungsvorgänge illustriert durch die Beobachtung von Townsend, daß auch kernlose Zellen oder Zellenbruchstücke (z. B. in den Siebröhren von *Bryonia, Cucurbita,* aber auch bei anderen Pflanzen) unter dem Einfluß benachbarter kernhaltiger Zellen, mit denen sie durch Plasmafäden verbunden sind, Membranen zu bilden vermögen (Fig. 25 *B*); fällt diese Verbindung und da-

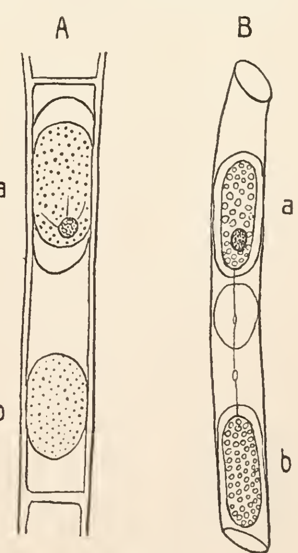


Fig. 25. *A* Zelle eines Kelchblatthaares von *Gaillardia lanceolata* nach 48stündiger Behandlung mit 18proz. Rohrzuckerlösung. *B* Protonemazellen nach dreitägiger Behandlung mit 18proz. Rohrzuckerlösung, 12 Stunden nach der Plasmolyse abgeschnitten, mit Plasmaverbindung zwischen den Protoplasten beider Zellen. *a* kernhaltiger, *b* kernloser Protoplast, in *A* ohne, in *B* mit Zellmembran (nach Townsend, 1897).

mit der Einfluß jener Kerne weg, so erlischt die Fähigkeit der Membranbildung [6]).

Aus allen diesen Versuchen geht mit Sicherheit hervor, daß eine erfolgreiche Regeneration an der tierischen wie pflanzlichen Zelle nur beim Vorhandensein und unter Einflußnahme des Kernes möglich ist, welches Ergebnis mit den Resultaten völlig übereinstimmt, die auf dem Wege cytologischer Forschung bei Tieren wie bei Pflanzen über das Verhältnis zwischen Cytoplasma und Zellkern, sowie dessen Bedeutung für die Zelle gewonnen wurden [7]).

Verschiedene Arten der Regeneration.

Bei den bisher betrachteten Regenerationserscheinungen handelte es sich im allgemeinen um solche, die nach Verletzungen eintraten und also durch einen von außen her kommenden, am Körper einen Substanzverlust bewirkenden Eingriff veranlaßt waren, gleichviel, ob dieser auf natürlichem oder künstlichem Wege geschah. Regenerationsprozesse können aber auch ohne solche Eingriffe in Verbindung mit den natürlichen Lebensvorgängen stattfinden. Bei den Infusorien z. B., von deren Regeneration soeben die Rede war, kann bei der Teilung, Knospung und Encystierung eine Rückbildung des alten und die Bildung eines neuen Peristoms erfolgen. Ähnliche Neubildungen treten auch am Metazoenkörper bei dessen Teilung ein und sollen später Erwähnung finden. Weit häufiger jedoch ist eine andere Art des Ersatzes, die normalerweise und ganz regelmäßig bei gewissen Verrichtungen und an bestimmten Teilen des Körpers vor sich geht; sie wird am besten durch einige Beispiele erläutert, wie die Ablösung und fortwährende Neubildung der Epidermisschichten, die periodische Häutung der Arthropoden und Vertebraten, das Ausfallen und den Ersatz der Haare und Federn, das Abwerfen des Geweihes und seine Neubildung, sowie manche andere derartige Fälle. Bei ihnen ordnet sich der Verlust und Ersatz von Teilen des Körpers in dessen gewöhnliche physiologische Verrichtungen ein und man hat daher von einer „physiologischen Regeneration" gesprochen. Bezeichnender wäre es, wenn man sie unter Betonung des regelmäßig

Wiederkehrenden gegenüber jenen nach gewaltsamen Eingriffen, mehr zufällig und gelegentlich eintretenden Neubildungen mit dem Namen der repetierenden Regeneration belegte. Ihr würde dann der als Folge von Verletzungen oder anderen mehr gelegentlichen Substanzverlusten eintretende Ersatz als occasionelle, reparative oder refektive Regeneration gegenüberstehen. Insofern bei dieser letzteren Art der Regeneration das „Reparieren" eines Defekts erfolgt, würde man sie am besten mit dem Namen der Reparation belegen, wenn nicht diese Bezeichnung von Driesch (1899, 1901), F. v. Wagner (1900) und anderen Autoren in spezieller und enger begrenzter Bedeutung verwendet würde. Weniger glücklich hat man diese Art der Regeneration auch als „pathologische" bezeichnet, oder sie als zufällige, „accidentelle", wohl auch als „restaurative" oder „traumatische" Regeneration angesprochen.

Es sollten zunächt nur jene beiden Formen der Regeneration einander gegenübergestellt werden, doch wird uns hier fast ausschließlich die letztere beschäftigen. Dabei wird sich zeigen, daß der Verlauf des Regenerationsprozesses je nach den Umständen und bei den einzelnen Tierformen ein sehr verschiedenartiger sein kann. Dementsprechend hat man wieder einige, prinzipiell mehr oder weniger differente Formen der Regeneration unterschieden, welche besser erst im Lauf der nachfolgenden Betrachtungen berührt werden. Mehr der Übersicht wegen sei hier nur kurz erwähnt, daß dem endgiltigen Ersatz der verlorenen Teile eine „provisorische Regeneration" vorangehen kann, die in einem zeitweiligen Ersatz der verlorenen oder einer Schutzvorrichtung für die neu zu bildenden Teile besteht.

Bei der Wiederherstellung der Form hat man ein besonderes Gewicht darauf gelegt, ob sie in der Hauptsache durch Umgestaltung der vorhandenen Teile, durch anderweitige Verwendung des Zellenmaterials (Umordnung, Umdifferenzierung von Roux 1893) usw. oder aber durch Neubildung von Zellen erfolgt. Im ersteren Fall bezeichnete man den Vorgang als „Reparation" (Driesch) oder „Morphallaxis" (Morgan), im andern Falle sprach man von „echter Regeneration" (Driesch) oder „Epimorphose" (Morgan). Entsprechen die neugebildeten den verloren gegangenen Teilen, so be-

zeichnete man dies als „Homomorphosis“, während man unter „Heteromorphosis“ die Erscheinung versteht, daß an Stelle der verloren gegangenen andersartige Teile gebildet werden. Diese und andere Unterscheidungen, die man noch gemacht hat, lassen sich freilich in praxi nicht so scharf auseinander halten und die einzelnen Formen der Regeneration gehen mehr oder weniger in einander über, wie dies (z. B. bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, aber gewiß auch beim ständigen oder periodischen Ersatz) sogar hinsichtlich der repetierenden (physiologischen) und occasionellen (reparativen oder refectiven) Regeneration der Fall ist[8]).

Regeneration bei Metazoen.

Bevor wir auf die verschiedenen Formen der Regeneration, wie sie während der natürlichen Lebensvorgänge, als Folge von Verletzungen oder von der Hand des Experimentators hervorgerufen, am Metazoenkörper eintreten können. näher eingehen, dürfte es sich empfehlen, sie durch einige besonders instruktive Beispiele zu erläutern. Das von Trembleys Versuchen her bekannte und durch ein sehr weitgehendes Regenerationsvermögen ausgezeichnete Objeckt, Hydra, der Süßwasserpolyp, erweist sich hierfür als ganz besonders geeignet. Sein schlauchförmiger, etwa $1\frac{1}{2}$—2 cm langer, am

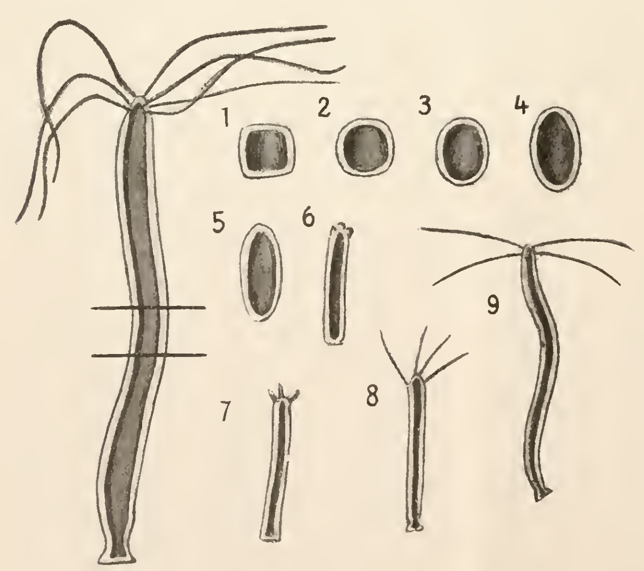


Fig. 26. Hydra, aus deren Körper (an der Stelle der beiden geraden Linien) durch zwei quergeführte Schnitte ein Stück herausgeschnitten wurde. Rechts die Reihenfolge der Veränderungen (1—9), welche dieses Stück bei der Regeneration durchmacht (hauptsächlich nach Morgan, 1901).

freien Ende in der Umgebung des Mundes mit einer Anzahl Tentakel versehene Körper (Fig. 26) kann durch quer geführte Schnitte in zwei oder mehr Teilstücke zerlegt werden, von denen sich jedes nach Schließung der Wunde durch Neubildung des Vorder- und Hinterendes, bezw. beider, durch Streckung und sonstige Umgestaltung binnen kurzem, d. h. im Verlauf weniger Tage, wieder zu einer kleinen Hydra ergänzen kann, indem am Vorderende Tentakelchen hervorknospen,

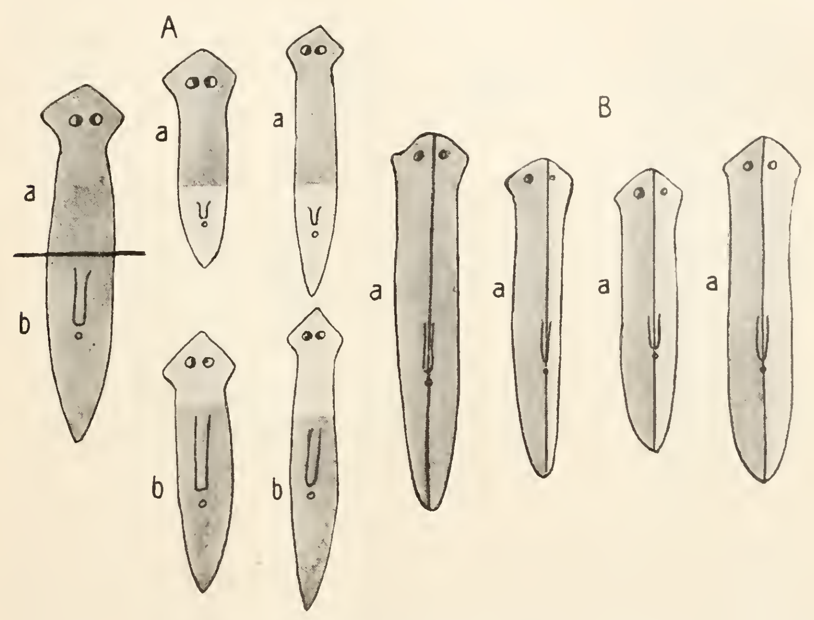


Fig. 27. A *Planaria maculata* quer durchgeschnitten; *a* das vordere, nach hinten regenerierende, *b* das hintere, nach vorn regenierende Teilstück.
B *Planaria lugubris* in der Mitte längs durchschnitten; *a* die linke, nach rechts hin regenerierende Körperhälfte (nach Morgan, 1901).

zwischen ihnen die Mundöffnung durchbricht und am hinteren Körperende die Fußscheibe angelegt wird (Fig. 26, *1—9*). In ähnlicher Weise, wie dies schon vorher für den einzelligen Stentor angegeben wurde, geht auch bei diesem, freilich noch sehr einfach gebauten mehrzelligen Tier die Regenerationskraft soweit, daß nach den Beobachtungen von F. Peebles Teilstücke von $^1/_6$ mm Durchmesser und etwa $^1/_{200}$ des Körpervolumens noch regenerationsfähig sind. Hinsichtlich der Minimalgröße der Teilstücke sei gleich hier bemerkt, daß auch bei anderen Hydroidpolypen noch recht kleine Stücke zu

regenerieren vermögen. Stammstücke der bekannten, stöckchenbildenden und sich stark verzweigenden Pennaria, die nur 1 mm lang sind, bilden zwar noch kurze Stolonen, aber keine Polypenköpfchen mehr, während Stücke von 2 mm Länge unter Umständen Köpfchen hervorbringen; bei Stammstücken von 3 mm und darüber nimmt die Fähigkeit der Köpfchenbildung immer mehr zu (Gast und Godlewski).

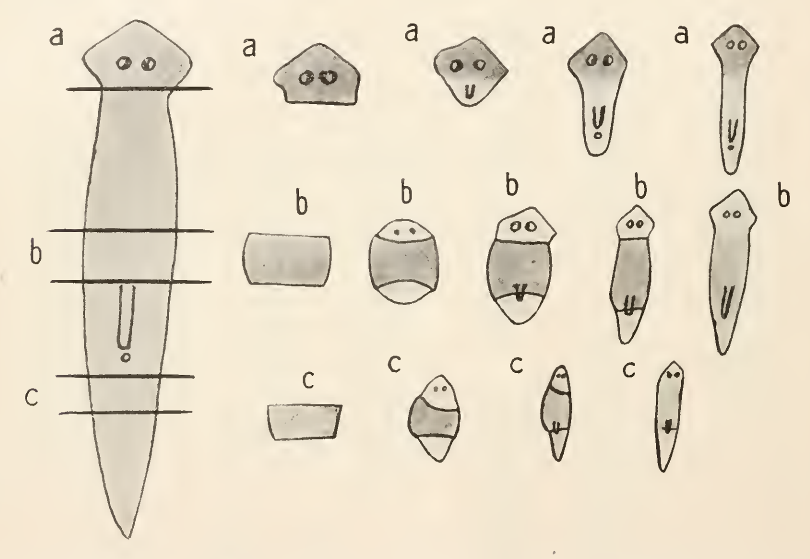


Fig. 28. *Planaria maculata*, der Kopf (*a*), ein mittleres (*b*) und ein weiter nach hinten gelegenes Stück (*c*) durch quere Schnitte abgetrennt. Daneben die allmähliche Ausbildung dieser Teilstücke (*a*, *b*, *c*) zu kleinen Planarien (nach Morgan, 1901).

Ein ebenfalls recht weitgehendes Regenerationsvermögen zeigen auch die Planarien, diese bei uns im Süßwasser sehr häufigen Plattwürmer; sie sind daher in letzter Zeit ein recht beliebtes und für Regenerationsversuche verschiedenster Art häufig benutztes Objekt geworden, an welchem besonders Morgan und seine Schüler eine Reihe neuer und interessanter Resultate erzielten. Wird eine Planaria maculata oder eine andere hierfür geeignete Planarie in der Mitte quer durchgeschniten, so bildet das Vorderstück ein neues Schwanzende, das Hinterstück ein neues Kopfende (Fig. 27 *A*); ein quer aus dem Körper herausgeschnittenes, sogar recht kleines Stück bildet ein neues Kopf- und Schwanzende (Fig. 28 *b* und *c*); ein fast nur

aus dem Kopf bestehendes Stück vermag sich durch Auswachsen nach hinten hin zu einem neuen Tier zu ergänzen (Fig. 28 *a*) und selbst wenn der Wurm der Länge nach durchschnitten wird, bildet sich die fehlende Körperhälfte von neuem (Fig. 27 *B*). Werden keilförmige oder anders gestaltete Stücke aus dem Körper herausgeschnitten, so ergänzen sich diese zu vollständigen Individuen (Fig. 29 *A—C*). Bei den von Lillie unternommenen Versuchen ließen sich kleine Planarien von weniger als $^1/_{100}$ des ursprünglichen Körpervolumens erzielen[9]).

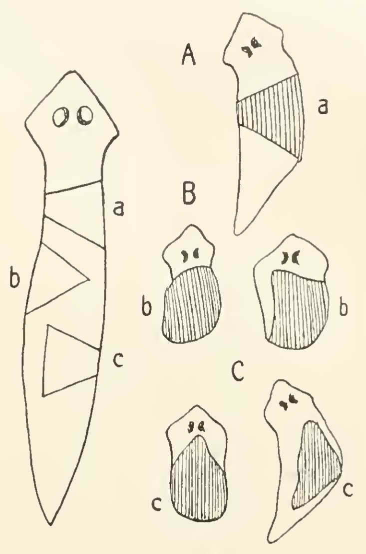


Fig. 29. *Planaria maculata*, aus deren Körper bei *a*, *b* und *c* keilförmige Stücke herausgeschnitten wurden, die sich in *A*, *B* und *C* zu kleinen Planarien ergänzen, indem sie die fehlenden Teile, besonders das Vorder- und Hinterende neu bilden (nach Morgan, 1901).

Ein so stark ausgebildetes Regenerationsvermögen ist bei den Tieren nicht häufig, immerhin ist es bis zu einem gewisse Grade manchen Ringelwürmern und ganz besonders einigen limicolen Oligochaeten noch eigen, wie bereits einer der ersten Experimentatoren auf diesem Gebiet, Bonnet, an Lumbriculus festgestellt hatte. Wenn er diesen Wurm in 3, 4, 8, 10 und 14 Stücke zerlegte, so lieferten fast alle Stücke neue mit Kopf und Schwanz versehene Würmer und selbst bei einer Zerlegung in 26 Stücke war dies noch mit mehreren von ihnen der Fall. Spätere Untersucher haben ähnliche Beobachtungen gemacht, wobei zunächst nicht berücksichtigt zu werden braucht, daß die Regenerationskraft dieser Ringelwürmer in verschiedenen Körperregionen eine differente ist.

Als ein weiteres Beispiel sei der durch den abweichenden Bau des Tieres sehr charakteristische und in seinem Verlauf recht eigenartige Regenerationsprozeß eines Seesterns angeführt. Die Echinodermen besitzen im allgemeinen in ziemlich hohem Maße die Fähigkeit, Verletzungen auszuheilen und verloren gegangene Körperteile wiederherzustellen; abgebrochene Arme von Seesternen und Schlangen-

sternen oder Teile von deren Scheibe werden mit Leichtigkeit ersetzt. Unter Umständen sind sogar die einzelnen Arme in der Lage, wenn sie von der Scheibe abgelöst wurden, diese an ihrer Basis neu entstehen zu lassen. Besonders bekannt dafür ist die Gattung *Linckia*, an deren losgelösten Armen nach Verheilung der Wunde die Anlagen neuer Arme in Form kleiner Höcker hervorknospen und indem sie größer werden mit fortschreitender Differenzierung zur Ausbildung der Scheibe Veranlassung geben (Fig. 30 *A—E*). Auf diese Weise

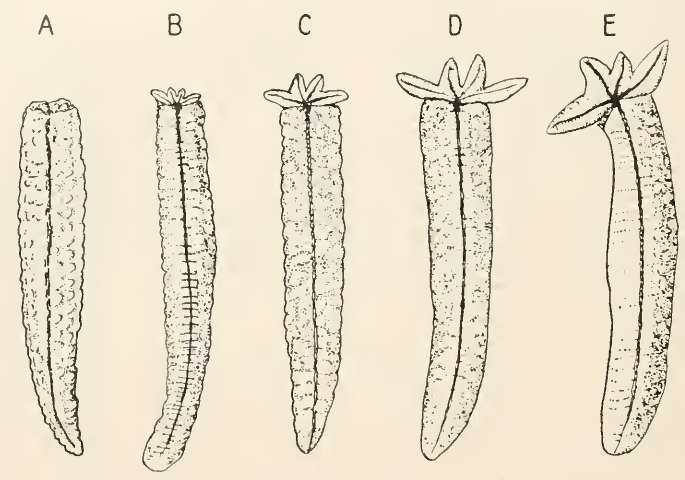


Fig. 30. Losgelöster Arm von *Linckia Guildingii*. *A—E* die verschiedenen Stadien der Neubildung der 4 Arme und der Scheibe. (Original).

kommen die sog. Kometenformen zustande und bei weiterem Wachstum der kleinen Armstummel wird der Unterschied zwischen diesen und dem alten Arm ausgeglichen; aus dem einen abgelösten Arm ist durch Regeneration der fehlenden Teile ein neuer Seestern entstanden (Fig. 31 *A—C*).

Die Ablösung der Seesternarme geschieht unter Umständen infolge eines äußerst geringfügigen Reizes, auch scheint sie willkürlich erfolgen zu können und da sich die isolierten Arme durch Regeneration zu vollständigen Tieren ergänzen, so führt sie zu einer **Vermehrung der Individuenzahl (Teilung)**. Wären z. B. alle fünf Arme abgelöst und zu neuen Individuen ergänzt worden, was sich zum mindesten denken und auf künstlichem Wege gewiß auch ausführen ließe, so hätte sich die Individuenzahl aus dem einen Tier auf fünf ver-

größert. Der Vorgang erscheint somit als eine Art von Fortpflanzung und ist auch als solche (Schizogonie) angesehen worden. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den schon erwähnten limicolen Oligochaeten und dieses Beispiel wurde hauptsächlich aus dem Grunde gewählt, weil bei diesen Würmern das sehr entwickelte Regenerationsvermögen ebenfalls mit der **Fähigkeit der Selbstzerstückelung** oder **Autotomie** verbunden ist. Auf einen äußeren, für uns oft kaum bemerkbaren Reiz hin kann z. B. ein *Lumbriculus* in zwei oder wohl auch mehrere Stücke zerfallen und die Möglichkeit ist vorhanden, daß sich die Stücke zu vollständigen Tieren ergänzen. Durch spontanen Zerfall wie durch die künstliche Teilung können also auch bei diesen Tieren aus einem einzigen Individuum mehrere neue erzeugt werden. Übrigens liegt hier die Beziehung zur Fortpflanzung insofern noch näher, als jene limicolen Oligochaeten die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (durch Teilung) an sich besitzen und die Selbstzerstückelung mit nachfolgender Ergänzung der Teilstücke zu voll-

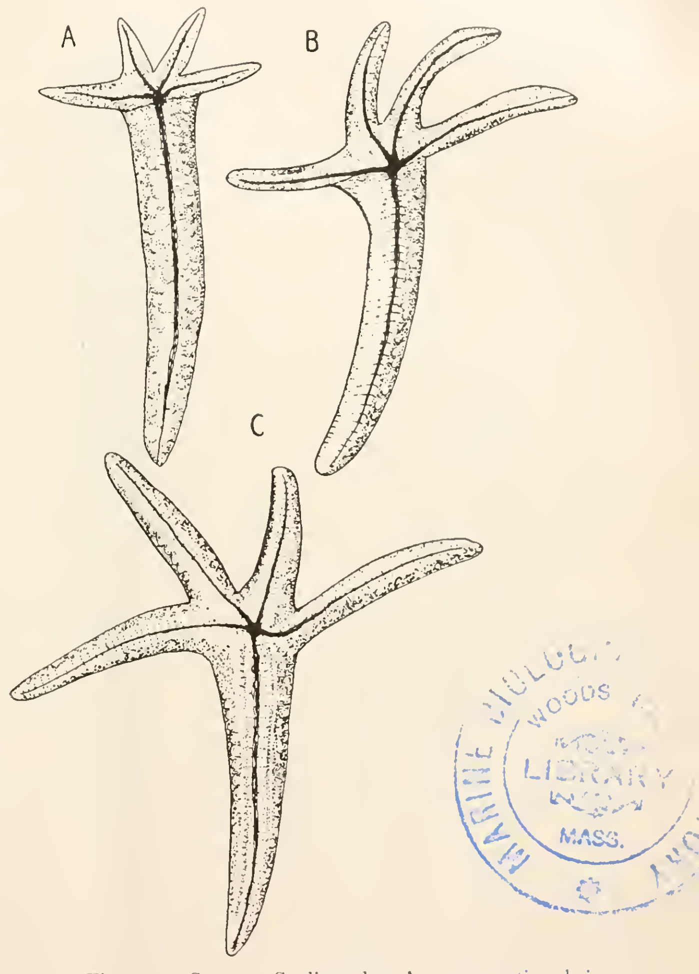


Fig. 31. Spätere Stadien der Armregeneration bei *Linckia Guildingii*. *A* Kometenform, *B* weiteres Stadium, *C* ziemlich ausgebildet. (Original).

ständigen Individuen, somit als ein vorzeitig ausgelöster Fortpflanzungsakt erscheinen konnte (v. Wagner)[9].

Daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung, besonders die Teilung, bei Protozoen und Metazoen mit Regenerationserscheinungen verbunden ist, wurde schon früher erwähnt und zwar können die neu zu bildenden Partien entweder vor, oder aber nach der eigentlichen Durchteilung des Körpers an diesem angelegt werden, so daß man eine

Teilung mit vorhergehender oder nachfolgender Regeneration

unterschieden hat. Für beide liefern gerade auch die Würmer höchst instruktive Beispiele und zwar sind diejenigen der Turbellarien und Anneliden am bekanntesten. Bei manchen Rhabdocölen, wie in den Gattungen *Microstoma* und *Stenostoma*, wird am Körper der in die Teilung eintretenden Individuen durch eine leichte Einschnürung und eine Art Septum ein hinterer Körperabschnitt von einem vorderen gesondert, wodurch die beiden durch Teilung entstehenden neuen Individuen angedeutet werden. Übrigens pflegt sich an diesen eine abermalige Teilung vorzubereiten, noch wenn sie im Zusammenhang sind und man sieht an beiden Teilstücken eine neue Einschnürung auftreten (Fig. 32 *A*). Die dadurch angedeuteten vier Individuen erhalten bald eine deutliche Ausprägung, indem die Einschnürungen außen am Körper wie am Darmkanal tiefer werden und am Vorderende jedes neuen Individuums die Anlagen des Mundes, der Augen und Wimpergruben auftreten und sich allmählich immer mehr ausprägen (Fig. 32 *A* u. *B*). Ob nur eine Teilung in zwei oder wie bei *Microstoma* und manchen Anneliden in eine ganze Kette von Individuen erfolgt, kommt dabei nicht in Betracht; hier interessiert besonders die Tatsache, daß die infolge der Querteilung an einem Teilstück nicht vorhandenen Organe an ihm angelegt werden, so lange es sich noch im Zusammenhang mit den übrigen befindet (Fig. 32 *A* u. *B*). Die Durchteilung erfolgt später an der Stelle der Einschnürungen.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den durch Teilung sich vermehrenden Anneliden; sowohl bei Polychaeten wie bei limicolen Oligochaeten treten am Körper des sich zur Teilung vorbereitenden Wurmes Regenerations- oder Wucherungszonen auf (Fig. 33), an denen

die Anlage der neuen Organe vor sich geht und es ist ein eigenartiges Bild, die Individuen mit ihren schon mehr oder weniger ausgebildeten Schwanz- und Kopfenden aneinander hängen zu sehen,

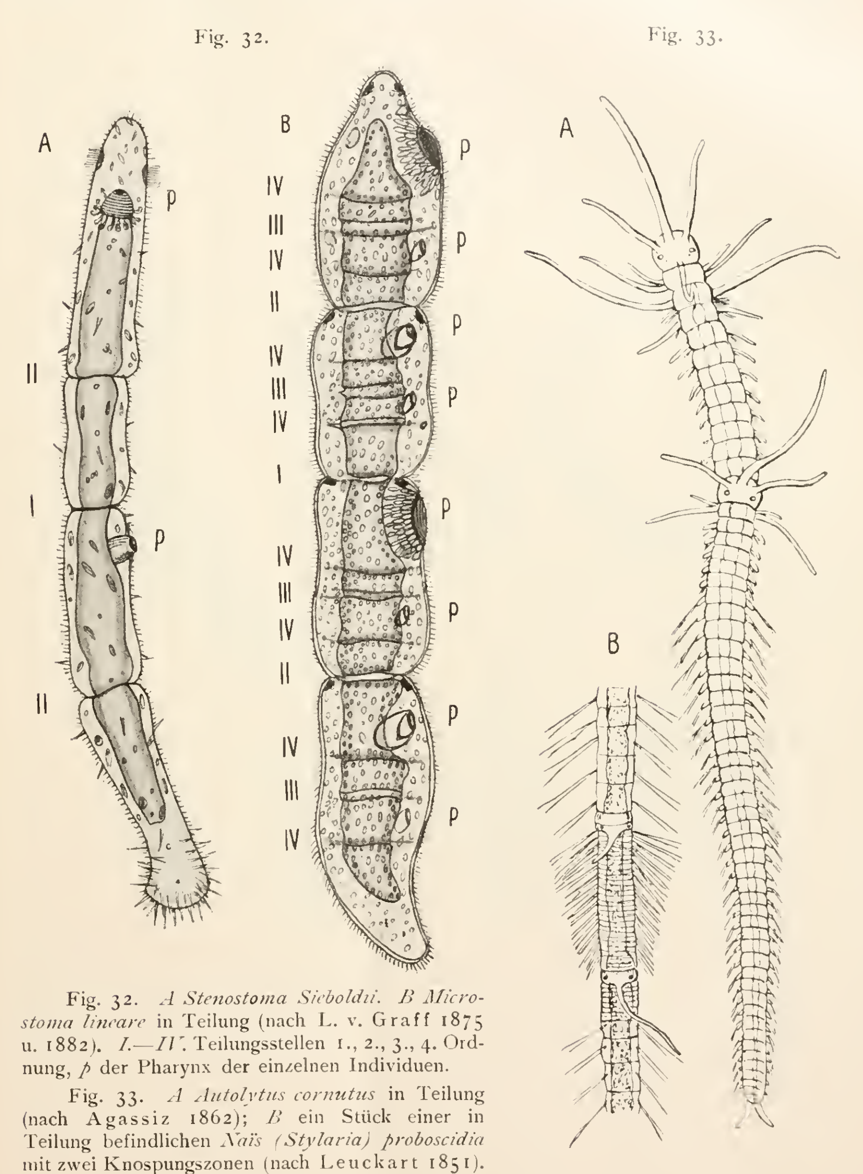


Fig. 32. *A Stenostoma Sieboldii. B Microstoma lineare* in Teilung (nach L. v. Graff 1875 u. 1882). *I.—IV.* Teilungsstellen 1., 2., 3., 4. Ordnung, *p* der Pharynx der einzelnen Individuen.

Fig. 33. *A Autolytus cornutus* in Teilung (nach Agassiz 1862); *B* ein Stück einer in Teilung befindlichen *Naïs (Stylaria) proboscidia* mit zwei Knospungszonen (nach Leuckart 1851).

zumal die letzteren nicht nur mit Augen, sondern auch oft mit langen Fühlern und anderen Anhängen ausgestattet sind (Fig. 33 *A* u. *B*).

Auch bei den Anneliden kommt es wie bei den Microstomiden zur Bildung ganzer Ketten hinter einander liegender Individuen, die entsprechend dem bestimmt geregelten Auftreten der Knospungszone eine regelmäßige, bei den einzelnen Formen verschiedenartige Anordnung zeigen und sich dieser entsprechend von einander ablösen. Auch bei ihnen geht also die Neubildung der fehlenden Organe dem eigentlichen Teilungsakt voraus. Das ist jedoch nicht immer der Fall, sondern gerade bei den Anneliden läßt sich in sehr ausgesprochener Weise das Gegenteil beobachten[9]).

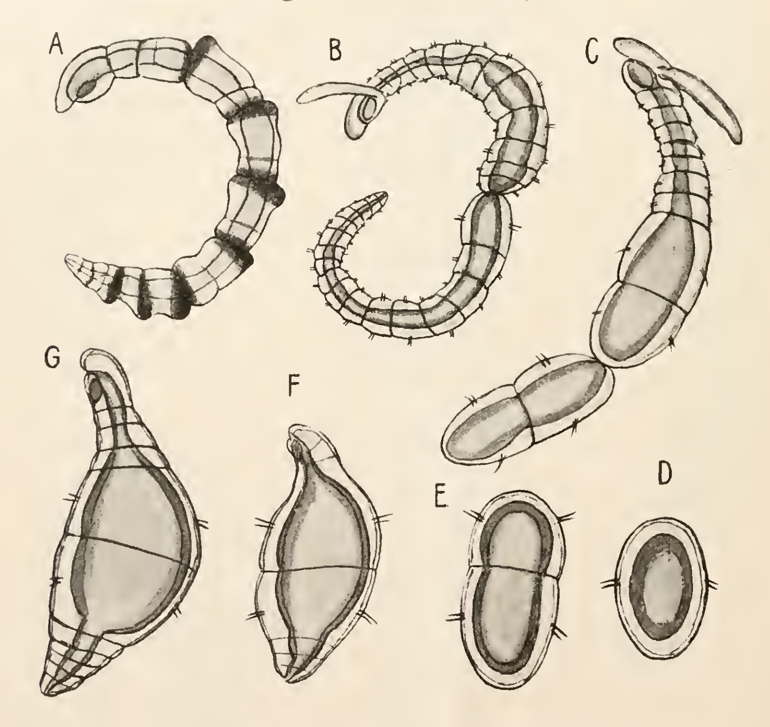


Fig. 34. *A Ctenodrilus pardalis* in Teilung, die dunklen Querbänder bezeichnen die „Knospungszonen" (nach J. v. Kennel, 1882). *B—G Ctenodrilus monostylos. B* Wurm in Teilung, *C* zwei mittlere Segmente abschnürend, *D* abgeschnürter einzelner Körperring, *E* abgeschnürtes, aus zwei Ringen bestehendes Stück, *F* und *G* Regeneration eines solchen durch Bildung neuer Segmente am Vorder- und Hinterende, Neubildung des Kopf- und Schwanzendes (nach Graf Zeppelin 1883).

Daß *Lumbiculus* auf sehr geringfügige und kaum wahrnehmbare Reize hin, wie es scheint, auch ganz spontan in Teilstücke zerfallen kann, ohne daß eine Andeutung hierfür am Körper vorhanden gewesen wäre und daß diese Teilstücke sich zu neuen Würmern er-

gänzen, wurde bereits früher erwähnt. In viel weitgehenderem Maße jedoch tritt uns diese Einrichtung bei einem anderen Anneliden, nämlich bei *Ctenodrilus monostylos* entgegen. Ein sehr gut ausgebildetes Teilungsvermögen besitzt (nach v. Kennel) auch ein naher Verwandter dieses Wurmes, *Ctenodrilus pardalis*, doch werden bei ihm Knospungszonen angelegt (Fig. 34 *A*), die übrigens in segmentweisen Abständen aufeinander folgen und somit zu einem starken Zerfall des Wurmes und zur Bildung einer großen Zahl von Teilstücken führen müssen. Letzteres kann auch bei *Ctenodrilus monostylos* der Fall sein, doch treten an ihm vorher keine solchen Knospungszonen auf, vielmehr zerfällt der Wurm nach intersegmentärer Einschnürung in zwei oder mehrere Teilstücke (Fig. 34 *B*—*G*). Die Teilstücke bestehen zuweilen aus ganz wenigen Körperringen, wohl auch nur aus zwei oder gar bloß aus einem Segment (Fig. 34 *C*—*F*). Durch Gewebswucherungen am Vorder- und Hinterende unter Beteiligung des Darmkanals (zur Bildung von Mund und After), sowie durch eine bald eintretende Neubildung von Segmenten wird der neue Kopf- und Schwanzabschnitt geliefert (Fig. 34 *F* u. *G*); in vorgebildetem Zustande war nichts davon vorhanden, ein drastisches Beispiel für die „Teilung mit nachfolgender Regeneration“ (M. v. Zeppelin).

Wie bei der „Teilung“, so spielen auch bei der „Knospung“ Neubildungsvorgänge eine wichtige Rolle und zwar erfolgen sie, so lange die Knospe noch mit dem Muttertier verbunden ist, verhalten sich also wie bei der Teilung mit vorhergehender Regeneration. Wenn bei einer *Hydra* oder einer der vielen anderen Tierformen, bei denen die bekanntlich sehr verbreitete Knospung vorkommt, eine „Knospe“ entsteht, so buchtet sich seitlich am Körper eine zunächst wenig umfangreiche Partie buckelförmig hervor: Diese wird größer, erhebt sich mehr und indem sie die für das Muttertier charakteristischen Organe, beim Polypen Mundkegel und Tentakeln ausbildet, wird sie diesem allmählich ganz ähnlich (Fig. 35 *a*—*e*) und löst sich dann schließlich vom Körper ab. Die Übereinstimmung dieser Vorgänge mit Regenerationserscheinungen liegt insofern weniger auf der Hand, als bei der „Teilung“ ähnlich wie bei der künstlichen Zerteilung des Körpers ohne weiteres sehr umfangreiche Stücke resultieren, an

denen die vorzunehmenden Neubildungen nicht allzubeträchtlicher Natur sind, während bei der Knospung das neue Individuum aus einem recht kleinen Zellenkomplex hervorgeht, der nur einen sehr geringen Bruchteil des Mutterkörpers ausmacht, so daß also die Wachstums- und Entwicklungsvorgänge bis zur Erlangung der Gestalt des Muttertiers recht erhebliche sind. Freilich lassen sich Knospung und Teilung nur schwer auseinanderhalten und sind durch Übergänge verbunden, die besonders dann gegeben sind, wenn der Knospungsbezirk gegenüber dem ganzen Körpervolumen umfangreicher wird oder an einem radiärgebauten Tier Neubildungen auftreten, auf welche später eine Teilung des Körpers folgt, wie dies bei Medusen beobachtet wird; ebenso ist bei der sog. terminalen Knospung der Scyphopolypen schwer zu sagen, ob man sie unter den Begriff der Knospung oder Teilung einreihen soll [10]).

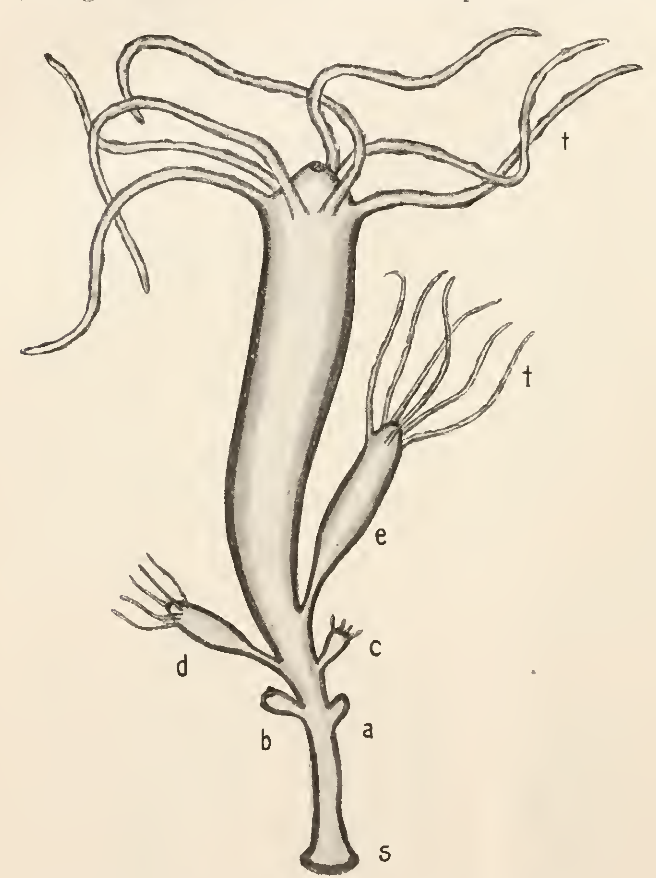


Fig. 35. *Hydra* mit jungen, als bloße kugelförmige Vorwulstungen erscheinenden Knospen, sowie solchen, die bereits kurze Tentakel tragen und sich weiter zur jungen Hydra ausbilden (*a—e*), *s* Fußscheibe, *t* Tentakel.

Man hat die Entstehung dieser ungeschlechtlichen Fortpflanzungsarten (durch Teilung oder Knospung) auf die Fähigkeit der Tiere,

verloren gegangene Körperteile durch Regeneration zu ersetzen, zurückführen wollen. Tiere, die anfangs vielleicht nur geringfügige Verluste zu reparieren vermochten, erlangten allmählich die Fähigkeit, dies mit umfangreicheren Defekten zu tun, was schließlich so weit führte, daß ganz wesentliche Körperpartien, wie z. B. der Kopf und Schwanz der Anneliden, neu gebildet und damit aus einem Teil des Körpers das ganze Tier wieder hergestellt werden konnte. Hier ist von der gewaltsamen Zerlegung eines Tierkörpers (*Hydra*, *Planaria* etc.) oder dessen spontanen Zerfall in Teilstücke (*Lumbriculus*), die sich zu einem neuen Individuum auszubilden vermögen, bis zur natürlichen Teilung (*Ctenodrilus*, *Autolytus*, *Naïs*, *Microstoma* u. s. f.) nur ein Schritt. — Ob freilich der Regenerationsfähigkeit der Tiere tatsächlich diese hohe Bedeutung für das Zustandekommen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zugeschrieben werden darf und diese nicht vielmehr einen ursprünglichen, den Tieren schon von jeher eigenen Charakter hat, ist eine andere Frage. Daß nicht allen Tieren, welche ein gut ausgebildetes Regenerationsvermögen aufweisen, die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zukommt, spricht noch nicht gegen deren Herleitung von Regenerationsvorgängen, denn nicht bei allen diesen Tieren brauchten letztere zu so hoher Ausbildung gelangt sein. Andererseits erscheint bei denjenigen Tieren, welche sich durch Teilung oder Knospung vermehren, ein weitgehendes Regenerationsvermögen geradezu unerläßlich. Auffallend in dieser Beziehung und jedenfalls gegen jene Auffassung verwendbar, ist die bereits weiter oben besprochene Tatsache, daß die Pflanzen, bei denen Knospungsvorgänge eine so große Rolle spielen, den direkten Ersatz verlorener Teile, welcher bei den Tieren so häufig ist, nur in einem recht beschränkten Maße kennen. Freilich ist bei ihnen dafür der indirekte Ersatz durch Verwendung anderer Teile ganz besonders stark entwickelt und wollte man mit Rücksicht hierauf den Begriff der Regeneration etwas weiter fassen, wie es vielfach von seiten der Botaniker geschieht, so würde sich gerade das Beispiel der Pflanzen dafür verwenden lassen, daß mit einem sehr weitgehenden „Regenerations"vermögen in hohem Maße die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung verbunden ist.

Es ist eine bekannte Erscheinung, daß Tiere mit großer Regenerationsfähigeit diese nicht am ganzen Körper in gleicher Weise zeigen, sondern **die Regenerationskraft pflegt in verschiedenen Körperregionen eine differente zu sein.** So liegt bei den vorher erwähnten limicolen Oligochaeten die Möglichkeit der Erzeugung eines ganzen Wurms aus einem Teilstück innerhalb bestimmter Grenzen, d. h. die vorderste Körperregion ist dazu ebensowenig befähigt wie die hinterste; bei den zwischenliegenden Partien, die dies vermögen, sieht man die Fähigkeit dazu nach hinten hin abnehmen. Die zwar nicht derartig, aber immerhin recht regenerationsfähigen Regenwürmer bilden für gewöhnlich nur beim Verlust einer geringen Anzahl vorderer Segmente einen neuen Kopf, während größere vordere Körperpartien zumeist nur unvollkommen zur Neubildung gelangen; dagegen können große Strecken des hinteren Körperendes durch lange segmentreiche Neubildungen ersetzt werden. Bei anderen Anneliden liegen die Verhältnisse günstiger, so regeniert nach Drieschs Beobachtung der sedentäre Polychaet *Amphiglena mediterranea* an jedem Querschnitt nach vorn wie nach hinten, aber dennoch verringert sich auch bei ihm aboralswärts die Geschwindigkeit der Regeneration und zwar sowohl für Neubildungen nach vorn wie nach hinten[9]).

Selbst bei den außerordentlich regenerationsfähigen Planarien und sogar bei *Hydra* und anderen, durch ein sehr weit gehendes Regenerationsvermögen ausgezeichneten Hydroidpolypen erweisen sich einzelne Körperregionen weniger regenerationsfähig als andere oder solche Bezirke regenerieren (offenbar infolge der an ihnen eingetretenen stärkeren Spezialisierung) überhaupt nicht mehr. Eine Differenz in der Fähigkeit der Neubildung verloren gegangener Teile ist auch bei sehr regenerationsfähigen stockbildenden Formen in verschiedenen Regionen des Stockes zu bemerken; so erfolgt die Neubildung bei einem aller seiner Polypenköpfchen beraubten und in drei Teile zerlegten Stock in weit vollständigerer Weise an dem apikalen als am medialen und besonders am basalen Stück. Nach diesen (von Gast und Godlewski ausgeführten) Versuchen zeigt sich im Verlauf von 24 Stunden an dem oberen Teilstück bereits eine recht große Zahl von Hydranthen (Fig. 36 *A*), während sie am mittleren Stück kleiner und

noch weit geringer am unteren Stück ist (Fig. 36 *B* und *C*). Daß an den frei im Wasser aufgehängten Stücken heteromorphe Bildungen, z. B. Köpfchen am basalen Stammende auftreten (Fig. 72, S. 113), sei hier nur nebenbei erwähnt und einer späteren Besprechung vorbehalten.

Manche Tiere sind in der Lage, gewisse Körperteile mehrmals hintereinander zu regenerieren und diese **Fähigkeit der wiederholten Regeneration** soll hier an einigen charakteristischen Beispielen erläutert werden. Das bekannteste von ihnen dürfte das schon von Spallanzani mitgeteilte einer nicht weniger als sechsmal aufeinander folgenden Regeneration der Beine und des Schwanzes bei Molchen sein. Die Schwanzspitze dieser Tiere scheint sich beliebig oft, d. h. immer wieder zu ergänzen, so viel mal sie abgeschnitten wird. Auch bei den Froschlarven kann eine mehrmalige Regeneration der entfernten Teile auf einander folgen, wie neuerdings wieder durch A. Bauer gezeigt wurde. Ribbert stellte fest, daß nach mehr als hundertmaligem Abkratzen der Epidermis am Kaninchenohr sowohl Epithel- wie Hautdrüsen sich immer wieder von neuem bildeten. Nach Driesch erfolgt auch bei Ascidien (Clavellina) nach mehrmaligem Abtrennen der neu entstandenen Teile eine (wiederholte) Regeneration und der durch Regeneration entstandene Körperteil kann seinerseits die von ihm abgetrennten

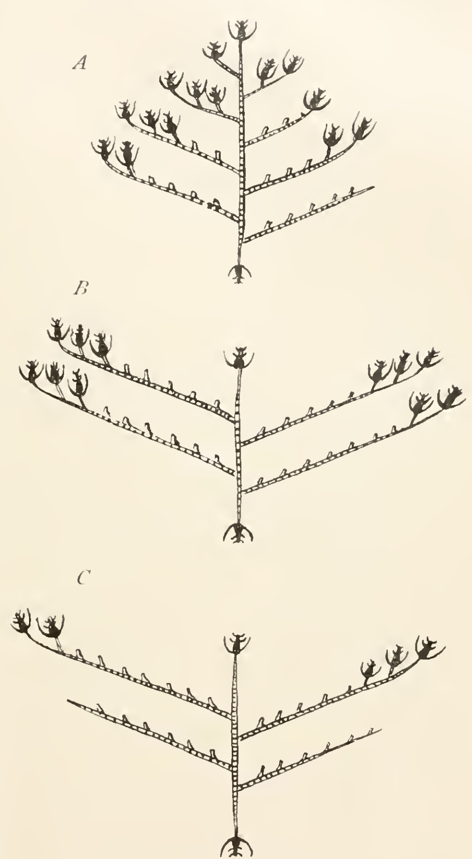


Fig. 36. Ein in drei Stücke zerlegter und aller Hydranthen beraubter Stamm von *Pennaria Cavolinii* nach Verlauf von 24 Stunden gezeichnet, wobei nur die ausgebildeten Köpfchen, nicht die Knospen berücksichtigt wurden; am basalen Ende je ein (heteromorph gebildeter) Hydranth. *A* das apikale, *B* das mediale und *C* das basale Teilstück (nach Gast und Godlewski 1903).

Partien wieder neu bilden, so daß „bei diesem Prozeß schließlich Individuen resultieren, die dem ersten Ausgangsindividuum gegenüber etwas ganz Neues sind“. Letztere Erscheinung läßt sich auch bei limicolen Oligochaeten (so nach den von C. Müller im hiesigen Institut angestellten Beobachtungen an *Lumbriculus*) beobachten, indem lange segmentreiche Hinterregenerate, vom übrigen Körper abgetrennt, für sich einen neuen Kopf zu bilden und somit aus sich das Ganze zu vervollständigen vermögen, wie dies auch Driesch neuerdings von einem polychaeten Anneliden, *Amphiglaena mediterranea*, mitteilt, nur daß es sich dabei um kürzere Regenerate handelt, welche vordere Partien neu bilden. Übrigens sind auch bei *Lumbriculus* kürzere, etwa 10 Segmeute zählende Regenerate zu neuer Kopf- und Schwanzbildung befähigt und zwar kann diese nach C. Müllers Beobachtung zum mindesten dreimal hintereinander an Regeneraten von *Lumbriculus* erreicht werden.

Eine wiederholte Regeneration dürfte bei vielen Anneliden zu erzielen sein, so kann bei *Tubifex* das Kopfende 3—4mal, bei *Lumbricus* 5mal, bei *Lumbriculus* 8—9mal, das Schwanzende noch öfter, bei *Tubifex* mindestens 10—11mal, bei *Lumbriculus* 14mal hintereinander neu gebildet werden. Allmählich scheint sich dann die Fähigkeit der Regeneration zu erschöpfen; die neu gebildeten Teile kommen schließlich nur unregelmäßig gestaltet zustande, bis zuletzt überhaupt keine solchen mehr hervorgebracht werden [11]).

Ein Zurücktreten des Regenerationsvermögens ist im Allgemeinen mit der zunehmenden Organisationshöhe der Tiere zu bemerken, obwohl sich allerdings ein festes Gesetz dafür nicht aufstellen läßt. So finden sich unter den niederstehenden und einfachen Tierformen manche, die nur eine sehr geringe Regenerationsfähigkeit zeigen, während diese bei nahen Verwandten gut ausgebildet ist. Unter den Würmern z. B. besitzen viele der recht hoch entwickelten Anneliden, so die Polychaeten und Oligochaeten, ein weitgehendes Regenerationsvermögen, bei den Hirudineen hingegen scheint es (auch nach Nusbaums neueren Mitteilungen) ganz zurück zu treten und bei anderen Würmern, deren systematische Stellung mit Recht niedriger eingeschätzt wird und deren Organisation jedenfalls eine einfachere ist, wie

dies für die Nematoden gilt, ist anscheinend keine irgendwie erhebliche Regenerationsfähigkeit vorhanden. Auch von den Trematoden ist eine solche nicht bekannt geworden, obwohl bei ihnen freilich hinzukommt, daß sie als Parasiten gewaltsamen Verletzungen ihres Körpers weniger ausgesetzt und künstlichen Eingriffen nur schwer zugänglich sind; nahe Verwandte dieser sehr niederstehenden Würmer, die Turbellarien, sind bekanntlich äußerst regenerationsfähig, wie vorher besprochen wurde (Fig. 27—29 S. 37 ff). — Derartige Unterschiede innerhalb einer Gruppe und bei verhältnismäßig nahe verwandten Tierformen dürften sich bei systematisch darauf gerichteten Untersuchungen viele herausstellen; hier sei nur noch eine sehr in die Augen fallende Differenz, nämlich diejenige zwischen Polypen und Medusen angeführt. Während die ersteren eine ganz ungewöhnlich entwickelte Regenerationskraft besitzen, tritt diese bei den ihnen so nahe stehenden und unter Umständen von einem solchen regenerationsfähigen Polypenstock herstammenden Medusen sehr stark zurück, beschränkt sich zumeist auf den Ersatz einzelner Teile und bringt es gewöhnlich nur zu einer recht unvollkommenen Ausbildung des Körpers (Fig. 81, S. 127)[9].

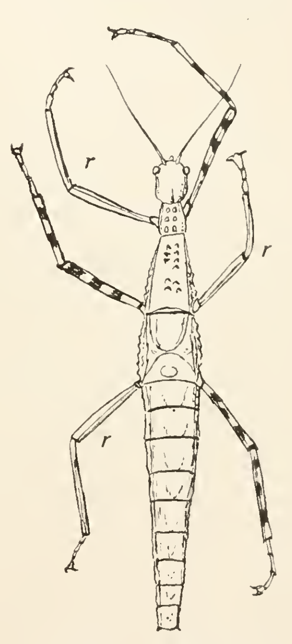


Fig. 37. Weibchen einer Gespenstheuschrecke (*Phasmide*). *Raphiderus scabrosus* mit drei ursprünglichen, schwarz gebänderten und drei neugebildeten, gleichmäßig gefärbten Beinen (*r*). $^4/_5$ nat. Größe (nach Bordage 1905).

Wenn mit der steigenden Organisationshöhe die bei vielen niederen Tieren in so hohem Maße vorhandene Fähigkeit, sehr beträchtliche und umfangreiche Teile ihres Körpers neu zu bilden, immer mehr verloren geht, können bei den höher stehenden Tierformen dennoch einzelne, anscheinend besonders exponierte Teile die Fähigkeit der Regeneration bewahren, speziell gilt dies für die Extremitäten und andere Anhänge des Körpers, so für die Flossen und Gliedmaßen der Amphibien und Fische, besonders aber für diejenigen der Gliedertiere, welche durch die ganze Reihe der Arthropoden,

von den Krebsen durch die Arachnoiden und Myriopoden bis hinauf zu den Insekten eine recht bedeutende Regenerationskraft besitzen und in der Lage sind, mehrere verlorene Gliedmaßen zu ersetzen, wie das umstehend abgebildete Phasmidenweibchen zeigt, welches in der Jugend drei Beine verloren und sie neu gebildet hat (Fig. 37). Bei den Arthropoden ist aber auch der aus einzelnen Ringen zusammengesetzte und daher leicht verletzbare Hinterleib bis zu einem gewissen Grade regenerationsfähig und bekanntermaßen gilt dies auch für den Schwanz der Amphibien und Reptilien, wie ja der Eidechsenschwanz ein allbekanntes und beliebtes Beispiel für die Regeneration tierischer Körperteile ist.

Die Ersetzbarkeit exponierter und daher leicht zu verletzender Körperteile erscheint zweifellos als eine für die betreffenden Tiere recht nützliche Einrichtung und sehr naheliegend war deshalb der Gedanke, sie möchte in **Anpassung an die Lebensverhältnisse** der betreffenden Tiere entstanden sein. Die Eidechse wird leicht an ihrem langen Schwanz gefaßt und festgehalten; wenn es möglich würde, sich durch Abwerfen des Schwanzes zu befreien und ihn dann wieder neu zu bilden, so müßte dies für das Tier von entschiedenem Vorteil sein; also kam es zur Einrichtung der die Loslösung des Schwanzes befördernden Bruchflächen in den Wirbelkörpern. — Noch augenfälliger tritt uns diese Erscheinung bei den höheren Krebsen, besonders den Krabben, entgegen, an deren Beinen ziemlich weit oben in der Nähe der Basis eine besondere Stelle vorgebildet oder durch Einsenkung des Chitins und geeignete Anordnung der Muskeln ein sog. Bruchgelenk eingerichtet ist, an welchem auch bei weiter distalwärts erfolgenden Verletzungen das Bein mit Leichtigkeit abbricht oder von dem Tier freiwillig abgeworfen wird. Von dieser Stelle aus geht dann die Regeneration der Extremität vor sich [12]).

Die schon weiter oben (S. 41.) von den Anneliden und Seesternen kurz erwähnte Erscheinung der

Selbstverstümmelung, Selbstzerstückelung oder Autotomie

ist bei den Tieren ziemlich verbreitet. Es scheint, daß sie auch den Protozoen zukommt, bei denen man die Abstoßung einzelner Plasma-

teile und Anhänge, besonders von Flagellen und Cilien, beobachtet hat. Das Abwerfen der Köpfchen bei den Hydroidpolypen und ihre Neubildung unter günstigeren Umständen ist eine bekannte Erscheinung. Diesem Vorgang nicht unähnlich ist die Fähigkeit der Phoronis, sowie der ektoprokten und endoprokten Bryozoen, ihre Köpfchen abzustoßen oder zur Rückbildung zu bringen, um bald neue, unter Umständen schon vorgebildete Polypide an ihrer Stelle zur Ausbildung zu bringen. Von den Aktinien wird angegeben, daß sie ihre Tentakel abzulösen und neu zu bilden vermögen; bezüglich der Autotomie der Anneliden sei außer dem bereits früher besprochenen Zerfall in Stücke noch das Abstoßen und Neubilden einzelner Körperanhänge, wie Cirrhen und Elytren erwähnt. Regenwürmer, die am Hinterende verletzt wurden, sieht man auf diesen Reiz hin oder später weitere Stücke abschnüren. *Phoronis* kann sich eines Teils oder des ganzen Tentakelapparats entledigen, desgleichen vermögen Muscheln und Schnecken gewisse Körperanhänge, wie Aeolidier und *Tethys* ihre Rückenpapillen und Kiemen, die Cephalopoden einzelne Arme zu amputieren. Auch die Eigentümlichkeit der Holothurien, ihren Darmkanal auszuwerfen, ist jedem am Meer arbeitenden Zoologen in recht unliebsamer Erinnerung; die verlorenen Eingeweide können sie dann wieder ersetzen. Nicht weniger bekannt ist die Fähigkeit der Haar-, See- und Schlangensterne, ihre auf einen ganz leichten Reiz oder spontan abgebrochenen Arme neu zu bilden. Von dem Auftreten der Autotomie bei Wirbeltieren und Arthropoden wurde vorher ausgegangen, doch kann dem noch hinzugefügt werden, daß diese Einrichtung offenbar bei den letzteren ganz besonders verbreitet ist. Außer bei den Krebsen konnte eine ganze Reihe von Beobachtern (Frédéricq, Bordage, Andrews, Godelmann u. a.) auch bei verschiedenen Insekten, besonders bei Geradflüglern an der Basis der Extremitäten Einrichtungen feststellen, welche deren Ablösung erleichtern. Eine solche Vorrichtung kann z. B. darin bestehen, daß ganz in der Nähe des proximalen Endes der Gliedmaßen eine dünne Stelle der Chitinhaut vorhanden ist, die unter Umständen ringförmig um das Glied herum läuft und das Abbrechen an dieser Stelle erleichtert. Der Ring kann sich auch wohl als Furche vertiefen, zumal

wenn er die Grenze zwischen Schenkelring und Oberschenkel darstellt. Erleichtert kann die Ablösung des Gliedes noch dadurch werden, daß vom Hüftglied und Schenkelring keine Muskeln in den Femur sich erstrecken, wie dies die umstehende Figur 38 von einer Phasmide zeigt. Durch alles dies kommt hier ein locus minoris resistentiae zustande, durch welchen die Möglichkeit der Autotomie sehr befördert wird (Bordage, Godelmann).



Fig. 38. Bein einer Phasmide, *Monandroptera inuncans*, mit den Muskeln, die schraffiert dargestellt sind, in die Sehnen übergehen und sich durch diese am Chitin anheften. *C* Coxa (Hüftglied), *T* Trochanter (Schenkelring), *F* Femur (Oberschenkel), *Ti* Tibia (Schiene, Unterschenkel), *Ta* Tarsus (Fuß), *r r* Rinne, an welcher das Durchbrechen erfolgt (Brechgelenk) (nach Bordage, 1905).

Auf ganz ähnliche Ursachen konnte neuerdings P. Friedrich die schon seit langem bekannte Selbstverstümmelung bei Spinnen zurückführen, indem er zeigte, daß auch bei ihnen an der Basis der Beine eine besondere, das Loslösen der Extremität befördernde Vorrichtung getroffen ist. Jenen anderen Einrichtungen nicht unähnlich, besteht sie hier aus einem weit ins Innere vorspringenden Chitinfortsatz an der Unterseite des Trochanter, der mit Hülfe des als „Brechmuskel" dienenden Oberschenkelbeugers im Augenblick der Autotomie an die Oberseite des Trochanters herangedrückt wird und dadurch die Weichteile des Beines zerschneidet, worauf in einem, um den ganzen Trochanter herumlaufenden Ring, der einer vorgebildeten Stelle von geringerer Widerstandsfähigkeit entspricht, die Abschnürung des Beines erfolgt. Von der Bruchstelle aus kann sich dann unter geeigneten Bedingungen ein neues Bein bilden. Von besonderem Interesse würde es sein, wenn solche Spinnen, denen die Fähigkeit der Autotomie fehlt oder bei denen sie, wie bei den Wasserspinnen, anscheinend nur wenig ausgebildet ist, der dafür bestimmten Vorrichtung an der Extremitätenbasis entbehrten. Sollten sich die dahingehenden

Angaben bestätigen, so würde dieses Verhalten für die Auffassung der ganzen Erscheinung von Bedeutung sein.

Die Vorgänge der Autotomie haben nicht wenig dazu beigetragen, die Auffassung der

Regeneration als Anpassungserscheinung

zu verstärken. Der Streit, ob sie eine solche oder eine den Organismen ursprünglich zukommende Eigenschaft sei, ist durch Weismanns entschiedene Stellungnahme für die erstere der beiden Auffassungen wieder von neuem belebt worden. Bei den meisten Fällen von Autotomie ist es ohne weiteres ersichtlich, von welchem großen Nutzen diese Einrichtung für die betr. Tiere sein muß; besonders klar zu Tage tritt dies dann, wenn es sich wie zumeist um äußere Körperteile, Gliedmaßen, Schwanz- und andere Anhänge handelt, die beim Ergreifen abbrechen und wieder ersetzt werden Aber auch abgesehen von diesen besonderen Fällen erscheint die Regeneration, welche den Tieren in weitem Umfang Verletzungen zu reparieren und verlorene Teile neu zu bilden erlaubt, als eine ihnen sehr nützliche Eigenschaft, „so nützlich und notwendig", sagt Vöchting (1904), „daß wir uns die Lebewesen ohne diese Eigenschaft gar nicht existierend denken können", ähnlich wie Roux es schon früher (1894) aussprach, daß sie auch den niedersten Lebewesen zukam und daß diese ohne sie nicht hätten entstehen oder erhalten bleiben können.

Weismann, der in seinem Buch über das Keimplasma und auch später (1899) die allgemeine Bedeutung des Regenerationsproblems sehr eingehend behandelte, kam zu dem Ergebnis, daß „die allgemeine Regenerationsfähigkeit sämtlicher Teile eine durch Selektion herbeigeführte Errungenschaft niederer und einfacher Tierformen sei, die im Lauf der Phylogenese und der steigenden Kompliziertheit des Baues zwar allmählich mehr und mehr von ihrer ursprünglichen Höhe herabsank, die aber auf jeder Stufe ihrer Rückbildung in Bezug auf bestimmte, biologisch wichtige und zugleich häufigem Verlust ausgesetzte Teile durch speziell auf diese Teile gerichtete Selektionsprozesse wieder gesteigert werden konnte". Nach Weismanns Auffassung gibt es keine allgemeine Regenerationskraft, sondern diese ist bei

ein und derselben Tierform abgestuft nach dem Regenerationsbedürfnis des Teiles, d. h. in erster Linie nach dessen Ausgesetztheit. Wie Weismann seine Auffassung des Regenerationsproblems aus den darüber bekannten Tatsachen hergeleitet hatte, suchte er selbst wie eine Reihe anderer Forscher diese Annahme durch Beibringung weiteren Beobachtungsmaterials zu stützen, wobei die anscheinend sehr ausgeprägte Regenerationsfähigkeit exponierter und leicht verletzbarer Teile gegenüber dem weit geringeren oder gänzlich mangelnden Regenerationsvermögen solcher Organe, die geschützt oder im Körperinnern liegen, eine wichtige Rolle spielt.

Gerade in letzterer Hinsicht fanden aber diejenigen Autoren, welche mit Weismann die Regeneration als eine durch Selektion hervorgerufene Anpassungserscheinung betrachteten, eine sehr entschiedene Gegnerschaft vor allem in den Forschern entwicklungsphysiologischer Richtung, wie Morgan, Przibram u. a., die auf Grund ihrer Versuche die Beziehungen der Regenerationsfähigkeit eines Körperteils zu seiner leichten Verletzbarkeit durchaus in Abrede stellten und andere gar nicht exponierte, sondern im Gegenteil ganz geschützt liegende Körperteile mit ungefähr ebenso großem Regenerationsvermögen wie jene ausgestattet fanden.

Wie die Regenerationsfähigkeit der leicht verletzbaren Gliedmaßen in den verschiedenen Abteilungen der Arthropoden als Stütze der Weismannschen Anschauung verwendet wurde, ist sie im gegenteiligen Sinne auch von deren Gegnern herangezogen worden. Dabei spielt jene schon vorher erwähnte Einrichtung eine gewisse Rolle, daß die Extremitäten mancher Insekten, Spinnen und Krebse an einer bestimmten, vorgebildeten Stelle abbrechen. Durch zielbewußte Versuche an höheren Krebsen (besonders *Eupagurus* und *Palaemon*) stellten Morgan und Przibram fest, daß auch von solchen Bruchflächen aus, welche proximal oder distal von den vorgebildeten Bruchstellen liegen, eine Neubildung der abgetrennten Teile erfolgt. Man schloß daraus, daß die vorgebildeten Bruchstellen eine sekundäre Einrichtung darstellen und die Regenerationsfähigkeit der Gliedmaßen nicht im Zusammenhang mit der Autotomie entstanden ist. Auch die von E. Schultz (1898) beobachtete und durch P. Friedrich (1906)

bestätigte Tatsache, daß die zwischen zwei Gelenken abgeschnittenen Glieder der Spinnenbeine von der Schnittfläche, also von einer Stelle aus regenerieren, an welcher sie beim freien Leben in der Natur kaum jemals verloren gehen, wurde gegen die Auffassung der Regeneration als Anpassungserscheinung verwendet. Ebenso auffallend mußte es zunächst erscheinen, daß bei den von Morgan im größeren Umfange vorgenommenen Versuchen an Einsiedlerkrebsen nicht nur die freien und Verletzungen leicht ausgesetzten, sondern auch die verborgenen und gut geschützten Gliedmaßen nach Abtrennung wieder neu gebildet wurden.

Die Einsiedlerkrebse bergen den Hinterleib in Schneckenschalen, die sie mit sich herumtragen und aus welchen dann der im Gegensatz zu den weichhäutigen Hinterleib fest gepanzerte Vorderleib hervorragt. Von seinen zehn Gangbeinen werden nur drei Paar zur Ortsbewegung und zum Nahrungserwerb verwendet und nach außen vorgestreckt, die nächsten zwei Beinpaare bleiben wie diejenigen des Hinterleibs in der Schale verborgen. Begreiflicher Weise werden für gewöhnlich nur die freien Extremitäten des Vorderleibs von Verletzungen betroffen, wie sich dies häufig an den im Meer frei lebenden Krebsen beobachten läßt; sie sind übrigens mit einem „Bruchgelenk“ an ihrer Basis versehen und können abgeworfen werden, was bei den übrigen Gliedmaßen nicht der Fall ist. Die Versuche sollten nur zeigen, wie sich die im Schneckenhaus verborgenen gegenüber den freien Extremitäten hinsichtlich ihrer Regenerationsfähigkeit verhielten. Wenn diese auch geringer ist als bei den vorderen Gliedmaßenpaaren, so ist sie doch entschieden vorhanden und sowohl die beiden geschützten Brustbeinpaare, wie die ebenfalls verborgenen Gliedmaßen des Hinterleibs werden nach dem Abschneiden bald wieder regeneriert. Zwischen der Häufigkeit des Verlustes und der Regenerationsfähigkeit schien somit kein Zusammenhang zu bestehen. Unabhängig von der größeren oder geringeren Verletzbarkeit der einzelnen Körpergegenden kann die Regeneration an den verschiedensten Stellen eintreten; von einer Entstehung, ja selbst von einer Steigerung der Regenerationsfähigkeit durch natürliche Auslese würde nach dieser Auffassung nicht die Rede sein können.

Die Frage, ob die Naturzüchtung in der Lage war, eine so weitgehende Auslese zu bewirken, wie sie nötig erscheint, um die Regenerationsfähigkeit der verschiedenen Körperstellen zu ermöglichen, kann hier nicht eingehender behandelt werden, doch wird man sich trotz alledem nur schwer des Eindrucks erwehren können, daß leichte Verletzbarkeit und Regenerationsfähigkeit gewisser Körperteile in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Gegen die von Morgan und anderen vertretene Anschauung und speziell gegen das scheinbar in so frappanter Weise wider die Regeneration als Anpassungserscheinung sprechende Verhalten der Einsiedlerkrebse wendet Weismann ein, daß diese Krebse von ihren Vorfahren, welche nicht in Schneckenhäusern lebten und bei denen infolgedessen auch die Gliedmaßen des Hinterleibs fast ebenso exponiert und leicht verletzlich wie die des Vorderleibs waren, die Regenerationsfähigkeit der hinteren, jetzt geschützten Gliedmaßen ererbt haben möchten. Ähnliches würde gewiß auch für manche andere Fälle gelten, in denen die Verletzbarkeit zu der Regenerationsfähigkeit der betreffenden Organe in keinem rechten Verhältnis steht.

Eine gewisse Stütze finden Weismanns Anschauungen in einigen neueren Ausführungen von J. Nusbaum. Auf grund seiner im Laufe der Zeit an recht verschiedenen Objekten gewonnenen Erfahrungen, sowie auf anderen unlängst unternommener Regenerationsstudien an Anneliden fußend, spricht sich Nusbaum (1905) dahin aus, daß Weismanns Annahme einer Ungleichmäßigkeit im Regenerationsvermögen und dessen, dem Bedürfnis des Tieres entsprechende Zu- und Abnahme (sowohl in Bezug auf das Ganze wie auf die einzelnen Teile) in mancher Hinsicht zutreffend sein möge. Nach Nusbaums Auffassung ist dieses Vermögen von zwei fundamentalen Momenten abhängig, nämlich 1. von den inneren Eigenschaften der Gewebe eines jeden Lebewesens, d. h. von deren strukturellen Verhältnissen, welche die größere oder geringere Verletzbarkeit des Körpers und seiner einzelnen Teile bedingen, — also von inneren Ursachen und 2. von den äußeren Bedingungen, welche diese Verletzbarkeit begünstigen oder nicht — also von äußeren Ursachen. Für das erste Moment scheint ihm die größere Regenerationsfähigkeit jüngerer gegenüber älteren Individuen

zu sprechen und fernerhin auch das Verhalten mancher nahe miteinander verwandter Tierformen, die ein sehr verschiedenartiges Regenerationsvermögen besitzen, wie z. B. die limicolen Oligochaeten und die Hirudineen, von denen erstere sehr regenerationsfähig sind, letztere hingegen nur in sehr geringem Maße, obwohl ihre Lebensbedingungen wohl kaum sehr verschiedene seien und die Blutegel etwa in viel geringerem Maße den Verfolgungen ausgesetzt sein dürften als die limicolen Oligochaeten. Die Ursache jenes differenten Verhaltens liegt nach Nusbaums Annahme bei diesen und manchen anderen Tierformen in den strukturellen Verschiedenheiten und solche erscheinen für die Möglichkeit des Auftretens nützlicher und zweckmäßiger Regulationen sehr wesentlich.

Von Bedeutung für die Auffassung der Regeneration als Anpassungserscheinung erscheint das **Verhalten der inneren Organe bei Verletzungen.** Da sie im Naturleben der Tiere Verstümmelungen nicht ausgesetzt sind, brauchten sie nach Weismanns Anschauungen keine Regenerationskraft zu besitzen und zwar auch bei solchen Tieren nicht, bei denen diese am äußeren Körper sehr entwickelt ist. Obwohl der Umfang der in dieser Hinsicht angestellten Versuche noch verhältnismäßig gering ist, so kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß das Regenerationsvermögen innerer Organe gegenüber den außen am Körper befindlichen sehr stark zurücktritt. Vorhanden ist es freilich auch bei ihnen, wenn es sich allerdings nur in recht beschränktem Maße leistungsfähig zeigt, so viel wir wenigstens bis jetzt einigermaßen sicheres darüber wissen. Unter den Wirbellosen erwiesen sich die Regenwürmer als geeignete Objekte für derartige Versuche und bei den allerdings meistens zur Beantwortung anderer Fragen unternommenen Experimente ergab sich die Regenerationsfähigkeit verschiedener innerer Organe, wie des Darmkanals, der Muskulatur und des Nervensystems. Die hauptsächlichsten in Bezug auf das Regenerationsvermögen innerer Organe vorgenommenen Versuche wurden an Wirbeltieren angestellt[12]).

Die noch in anderer Beziehung zu erwähnende Regeneration gewisser Teile der Augen soll deshalb hier nicht herangezogen werden, da es sich bei ihnen um Partien handelt, die von außen

her verletzt werden können. Während manche innere Organe auch bei sonst recht regenerationsfähigen Tieren, wie Lunge und Hoden bei Amphibien, wenig und gar nicht zu regenerieren scheinen, ist dies dagegen durch eine ganze Anzahl von Versuchen für höhere Wirbeltiere, speziell für Säugetiere und beim Menschen festgestellt worden. So ergab sich z. B. aus Ribberts bekannten, ebenfalls in anderer Verbindung noch zu besprechenden Versuchen die Neubildung wesentlicher, funktionierender und unter Umständen recht beträchtlicher Partien der Schilddrüse, Speicheldrüsen, Lymphdrüsen, Leber und Nieren. Ähnliche Ergebnisse erzielten andere Autoren an denselben oder anderen Organen, wie Teilen des Darmkanals, Respirationstraktus und Genitalapparats, der Muskulatur und so fort. Inwieweit es sich dabei um Neubildungen von der verletzten Stelle aus, oder um solche handelt, die mehr oder weniger weit entfernt von dieser als Wucherungen in den erhalten gebliebenen Teilen des betreffenden Organs auftraten, soll hier nicht untersucht werden, obwohl es allerdings für die Beurteilung dieser „Regenerationsvorgänge" nicht ganz unwesentlich ist. Jedenfalls kann bei ihnen ein (wenn auch vielleicht nur teilweiser) Ersatz direkt von der Wundstelle her stattfinden, der aber für jene weitgehende Ergänzung weniger in Betracht kommt, bei welcher sich nach Ponficks und anderen Beobachtungen die Leber von $^1/_4$ oder sogar $^1/_8$ ihres Volumens wieder zu ihrem früheren Umfang zu ergänzen vermag.

Über die Regeneration innerer Organe und ihre Bedeutung für das Regenerationsproblem im allgemeinen, speziell aber für die Auffassung der Regeneration als Anpassungserscheinung wird einigermaßen sicheres erst dann ausgesagt werden können, wenn der Kreis der Erfahrungen hierüber noch mehr erweitert sein wird. Einstweilen erscheint es kaum möglich, eine bestimmte Entscheidung nach der einen oder anderen Richtung zu geben und der Widerstreit der Meinungen bleibt in dieser Beziehung, wie im Hinblick auf jene allgemeine Auffassung des Regenerationsproblems, zunächst noch bestehen. Von besonderem Interesse dürfte es übrigens sein, das Urteil zweier auf dem Gebiet der Regeneration besonders erfahrener Botaniker über diese Fragen zu hören. Vöchting, der im Anschluß an seine

Beobachtungen über die Regeneration bei Araucarien die Frage nach dem Nutzen dieser Einrichtung erörtert und ihn als einen für die Organismen ganz ungemein hohen ansieht (1904, vgl. oben S. 55), kann dennoch in zahlreichen anderen Fällen von einem Nutzen nichts wahrnehmen. Dies gilt z. B. für diejenigen Fälle, in denen es möglich ist, Sprosse einer Pflanze zum Bewurzeln und zu weiterer Ausbildung zu bringen, ohne daß nur die geringste Wahrscheinlichkeit dafür vorhanden ist, dieser Vorgang könne sich in der freien Natur ebenso vollziehen. Solche Tatsachen erlauben es nach Vöchtings Auffassung nicht, die Regenerationsfähigkeit als eine durch Naturzüchtung erworbene Eigenschaft anzusehen und er betrachtet sie daher als eine allgemeine Eigenschaft der lebendigen Substanz, welcher sie ganz ebenso angehöre wie das normale Wachstum, von dem die Regeneration ihrem Wesen nach gar nicht zu trennen sei. Damit sehr übereinstimmend zeigt sich O. Hertwigs Anschauung (1906), denn er sieht in dem Regenerationsvermögen der Organismen „eine primäre Eigenschaft der lebenden Substanz, welche nicht erst durch Selektion und Anpassung in jedem einzelnen Falle erworben zu werden brauchte“.

Auch Goebels Beobachtungen (1905) beziehen sich auf solche Pflanzenteile, welche Sprosse zu bilden vermögen, ohne daß sie unter normalen Verhältnissen davon Gebrauch machen oder auch nur Gebrauch machen könnten, wenn sie auf natürlichem Wege von der Pflanze abgelöst wurden; auch er findet, daß derartige Fähigkeiten nicht durch natürliche Zuchtwahl erworben wurden, sondern in der Organisation der betreffenden Pflanzen begründet sind. Außerdem betont er, daß bei den Pflanzen nicht diejenigen Teile, welche am leichtesten beschädigt werden, durch ein besonders großes Regenerationsvermögen ausgezeichnet sind.

Man sieht hieraus, daß auch die Meinung namhafter Botaniker der Auffassung der Regeneration als Anpassungserscheinung wenig günstig ist und zusammengehalten mit jenen oben erwähnten Ergebnissen zoologischer Forschung, die zu abweichenden Anschauungen führten, dürften sie das Gewicht der letzteren recht wesentlich verstärken. Betrachtet man die Regenerationsfähigkeit als eine der lebenden Substanz zukommende Eigenschaft, was bei ihrer

großen Verbreitung von den niedersten einzelligen Wesen bis zu den höchsten und kompliziert gebauten Organismen jedenfalls sehr nahe liegt, so wird man doch immerhin annehmen dürfen, daß diese Eigenschaft innerhalb gewisser Entwicklungsreihen durch Anpassung und Auslese eine Verstärkung und bessere Ausbildung erfahren hat.

Nachdem zur Orientierung über das Auftreten der Regeneration am Metazoenkörper einige besonders charakteristische und instruktive Fälle herausgegriffen worden waren und im Zusammenhang damit einige Fragen von allgemeiner Bedeutung erörtert wurden, soll nunmehr von dem eigentlichen

Verlauf der Regeneration

die Rede sein.

Wenn auf natürlichem oder künstlichem Wege ein der Regeneration fähiger Körperteil entfernt wurde, so zeigt sich im allgemeinen die Tendenz, die Wundränder einander zu nähern und auf diese einfache Weise einen Verschluß der Wunde zu erzielen. Dieser ist aber sehr wichtig, weil durch ihn ein weiterer Verlust von Blut und anderen Substanzen vermieden und die schädigende Wirkung der äußeren Einflüsse, besonders die Infektionsgefahr durch das Eindringen von Bakterien verringert wird. Hervorgerufen oder befördert wird der Wundverschluß bei vielen, zumal wirbellosen Tieren häufig durch die Kontraktion der in und unter der Haut befindlichen Muskulatur, wodurch im günstigsten Fall ein Zusammenlegen und Verkleben der Wundränder hervorgebracht wird. Zuweilen geschieht nach Verlust des betreffenden Körperteils infolge der nachlassenden Spannung und ebenfalls durch Muskelkontraktion bewirkt, ein Einrollen der Wundränder, das von ähnlichen günstigen Folgen begleitet ist. Diese werden noch dadurch verstärkt, daß sich gerinnende Blutmassen und erhärtende Gewebsreste über die Wunde lagern (Fig. 39 *A*), die übrigens, wenn jene anderen günstigen Faktoren fehlen, auch für sich einen vorläufigen Wundverschluß bewirken können, eine Art von Schorfbildung, unter der dann die endgültige Heilung der Wunde erfolgt (Fig. 39 *A*. u. *B*).

Dem eigentlichen Regenerationsprozeß, d. h. dem wirklichen Ersatz der verloren gegangenen Teile gehen häufig provisorische Wundheilungen oder andere Bildungen voraus, die zum Schutz der verletzten Partien bestimmt sind, später aber abgeworfen, resorbiert und durch endgültige Gebilde ersetzt werden. Es sei in dieser Beziehung nur die provisorische Überhäutung der Wunde und Abscheidung einer Chitinhaut genannt, unter deren Schutz sich bei den Arthropoden die neuen Teile entwickeln können (Fig. 39 *A—D*). In Verbindung mit einer ziemlich weitgehenden Rückbildung verletzter oder nicht verwendbarer Teile entstehen die neuen Glieder in der schützenden Kapsel, in der sie unter Umständen nicht genügend Platz finden, um hier im gestreckten Zustand liegen zu können. Dann krümmen und winden sie sich zuweilen recht beträchtlich, wie dies von Bordage bei seinen Versuchen an den Gespenstheuschrecken (Phasmiden, Fig. 40 *A* u. *B*) be-

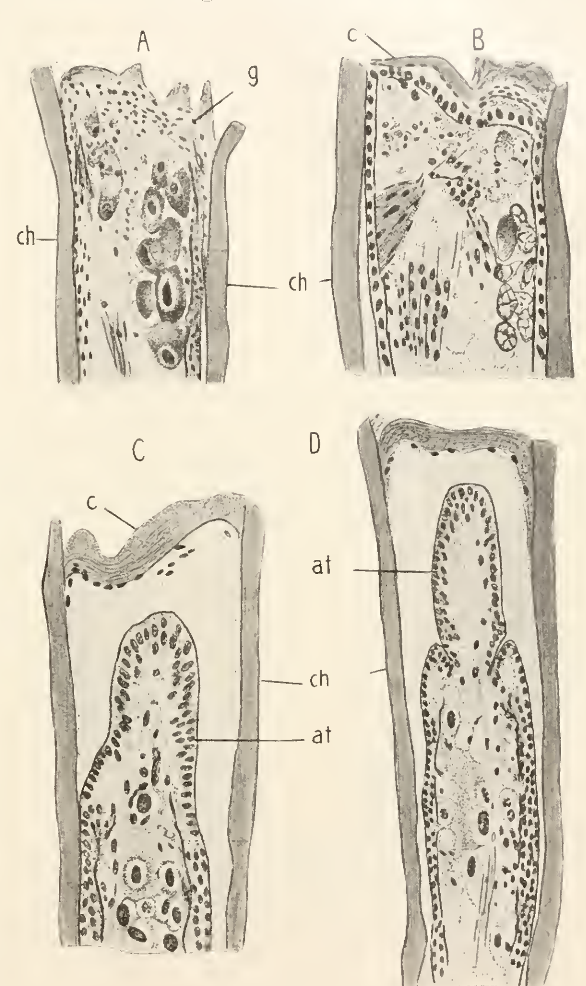


Fig. 39. Antennen-Regeneration von *Oniscus murarius* (nach J. Ost, 1906). *A* Antennenstumpf zwei Stunden nach dem Abschneiden der distalen Partie mit dem aus Blutgerinnsel und Zellresten gebildeten Gewebspfropf (*g*), *ch* die Chitinhaut der alten Antenne; *B* mit Bildung des neuen Epithels und neuen Chitins (*c*) an der Wundfläche; *C* und *D* die sich neubildende Antenne (*at*), umgeben vom Chitin der alten Antenne und dem vorderen Chitinverschluß (*c*).

obachtet und in ganz ähnlicher Weise auch von Wege bei der Antennenregeneration der Wasserassel gefunden wurde (Fig. 41).

Wird die Antenne von *Asellus aquaticus*, wie es gewöhnlich bei Verletzungen (wohl infolge einer vorgebildeten Bruchstelle) geschieht, zwischen dem dritten und vierten Glied, von der Basis aus

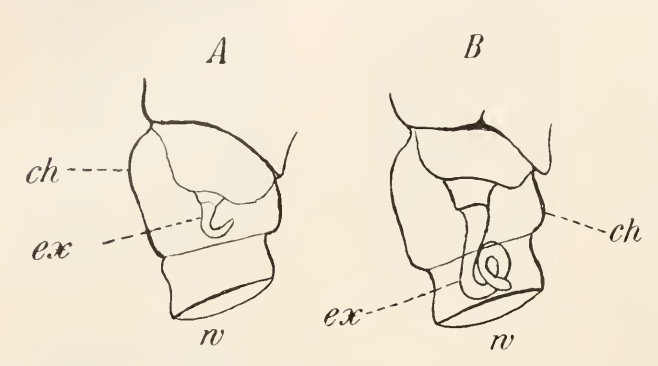


Fig. 40. Neubildung einer Gliedmaße nach Abwerfen des alten Glieds durch Autotomie bei einer Phasmide (*Monandroptera inuncans*). Die Extremitätenanlage (*ex*) liegt anfangs gebogen (*A*), später gerollt (*B*) in der Chitinkapsel (*ch*) des Stumpfes vom alten Glied; *w* dessen Wundfläche (nach Bordage, 1905).

gerechnet, abgeworfen, so tritt innerhalb der noch stehen gebliebenen Chitinhülle nach einer gewissen Zeit, d. h. nach Ablauf der Destruktions-, sowie der regenerativen Wundheilungs- und Neubildungsvorgänge (Fig. 39 *A—C*), die papillenförmige Anlage der neuen Antenne auf. Diese streckt sich dann, wächst ziemlich bedeutend in die Länge, tritt aber dabei nicht aus ihrem Futteral hervor, sondern bleibt zunächst mehrfach gewunden in ihm liegen (Fig. 41). Wenn dann mit der Häutung die Schutzhülle abgeworfen wird, kann schon bald oder nach einiger Zeit die Streckung der anfangs noch gekrümmten Gliedmaße und damit die Annahme ihrer endgültigen Gestalt erfolgen.

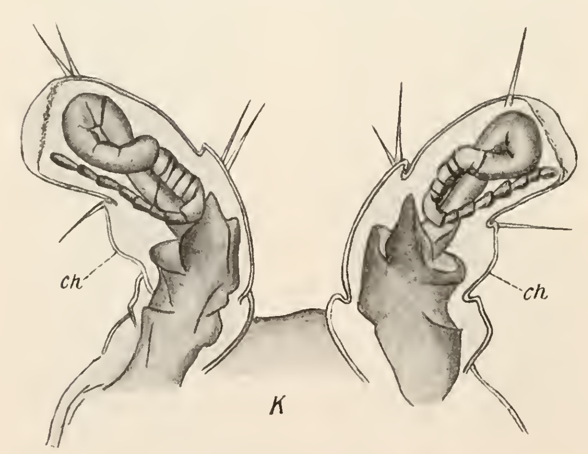


Fig. 41. Die beiden (nach Autotomie) in Regeneration begriffenen Antennen von *Asellus aquaticus* im aufgerollten Zustand, umgeben von der alten, mit Haaren besetzten Chitinhülle (*ch*); an der Basis die dunkleren Gewebsteile der alten Antennen, die hier wie die Chitinhülle in den Kopf (*k*) übergehen (nach unveröffentlichten Untersuchungen von M. Wege).

Eine schützende Decke für die verletzten oder in Regeneration befindlichen Teile kann auch auf andere Weise erzielt werden, z. B. durch die Bildung eines Bindegewebspfropfes oder Überzugs über der Wunde, wie er als sog. Granulationsgewebe bei den höheren Wirbeltieren auftritt. Doch damit gelangen wir bereits in das Gebiet der Wundheilung und der beginnenden Regeneration.

Nach Bildung des Wundverschlusses pflegt schon bald die Wundheilung und damit die Neubildung der verloren gegangenen Teile ihren Anfang zu nehmen; sie zeigt natürlich je nach der Beschaffenheit des betr. Körperteils und nach der Organisation des betr. Tieres sehr große Verschiedenheiten, so daß die Fülle des sich hier darbietenden Stoffes eine außerordentlich große ist und es ganz unmöglich erscheint, sie im Rahmen dieser Darstellung auch nur einigermaßen erschöpfend zu behandeln. Frühere, vor allem auf den menschlichen Körper, wie den der höheren Wirbeltiere bezügliche Darstellungen, wie sie in sehr übersichtlicher Weise mit spezieller Berücksichtigung der Regeneration von L. Aschoff und in einer besonders eingehenden und erschöpfenden Bearbeitung von F. Marchand gegeben wurden, lassen den enormen Umfang des Gebiets erkennen. Immerhin dürfte es für das Verständnis des Folgenden wünschenswert erscheinen, diese Vorgänge kurz und am besten an der Hand eines bestimmten Beispiels zu besprechen. Wegen der größeren Einfachheit und Übersichtlichkeit im Verlaufe der Wundheilung und der auf sie folgenden Vorgänge greifen wir ein in letzter Zeit wiederholt bearbeitetes und daher recht gut bekanntes Untersuchungsobjekt, die Regeneration der Anneliden, heraus.

Der Körper der Ringelwürmer ist verhältnismäßig einfach gebaut. Ihre Körperwand besteht der Hauptsache nach aus einem einschichtigen Epithel und dem darunter liegenden, aus Rings- und Längsbündeln zusammengesetztem Hautmuskelschlauch. Der vorn mit dem Mund beginnende Darmkanal durchläuft den zumeist recht langgestreckten und aus vielen einzelnen Segmenten bestehenden Körper, um am letzten Körperring durch den After auszumünden. Die Segmente pflegen äußerlich durch ringförmige Einschnürungen, innerlich durch Scheidewände (Dissepimente) voneinander getrennt zu

sein (Fig. 42); die in jedem Segment vorhandene weite Leibeshöhle wird von einem Peritonealepithel ausgekleidet, welches also die Darmwand außen und die Körperwand innen bedeckt. Die übrigen Organe, wie die in der Körperwand vorhandenen Borsten, das aus Gehirn und Bauchmark zusammengesetzte Nervensystem, die aus Rücken-, Bauch- und Seitengefäßen bestehenden Zirkulationsorgane, die paarweise in jedem Segment als sog. Schleifenkanäle auftretenden Exkretionsorgane, kommen hier weniger in Betracht. — Wird einem derartig organisierten Anneliden, etwa einem limicolen oder terricolen Oligochaeten (*Naïs, Tubifex, Lumbriculus, Lumbricus* oder einem anderen) das aus einer größeren Anzahl von Körperringen bestehende hintere Körperdrittel abgeschnitten, so beginnt nach Bildung des provisorischen Wundverschlusses, der durch Zusammenneigen der Wundränder, Blutgerinnsel, erhärtende Gewebsfetzen etc. bewirkt wurde, von den Wundrändern her die Epidermis neue Zellen zu liefern und sich über die Wunde hinzuschieben, bis diese allmählich von einer neuen Epithellage überzogen erscheint, wobei hier von gewissen für die einzelnen Arten geltenden Modifikationen und Abweichungen in der Entstehung und Ausbildung des Körperepithels abgesehen werden kann.

In diesem, wie in manchem andern Falle kann es nicht zweifelhaft sein, daß der vielfach als Gesetz für die Herkunft der neuen Gewebe und Organe bei der Regeneration aufgestellte Satz: „Gleiches von Gleichem“, wirklich zu Recht bestehet, aber leider liegen die Verhältnisse zumeist nicht so klar, sondern gerade bei der Regeneration verlaufen die Bildungsvorgänge häufig in einer wenig übersichtlichen und schwer zu erkennenden Weise. Dies gilt übrigens auch für das vorher zur Erläuterung der Wundheilung gewählte Beispiel der Annelidenregeneration. Schon die Neubildung des Körperepithels verläuft bei ihnen durchaus nicht immer in so klarer Weise, wie dies oben beschrieben wurde, sie braucht sich also nicht gerade durch Verschieben des Epithels von den Wundrändern her, gefolgt oder begleitet von Zellvermehrung, zu vollziehen, sondern diese letztere kann so stark überwiegen, daß die Wundstelle von einer mehrschichtigen und ziemlich dicken Lage junger Zellen überdeckt erscheint, aus welcher

sich erst mit der weiter fortschreitenden Differenzierung der neu zu bildenden Teile auch das Körperepithel als oberflächliche Zellenlage abhebt. Mehr noch kommt eine solche Abweichung für die darunter liegenden Partien der Körperdecke, nämlich für den Hautmuskelschlauch, in Betracht, indem dessen neu zu bildende Partien sicher nicht aus den noch vorhandenen alten Teilen hervorgehen. Vielmehr entsteht seine äußere Lage, die Ringsmuskelschicht, aus Elementen jener oberflächlichen Zellenwucherung und dasselbe kann auch für die innere Lage, d. h. die Längsmuskelschicht gelten, wenn diese nicht von tiefer gelegenen, gleichfalls noch indifferenten Zellen der sog. Mesodermanlage herrühren. Inwiefern diese Bildungsweise mit der embryonalen Entwicklung des Hautmuskelschlauchs übereinstimmt, kann hier nicht untersucht werden, desgleichen nicht diejenige des Nervensystems, welches ebenfalls nicht von den alten Teilen, sondern ganz ähnlich wie die Muskulatur durch Wucherung neueren, gewissermaßen embryonalen Bildungsmaterials vom Ectoderm, d. h. der oberflächlichen Zellenlage her gebildet wird. In einer damit recht übereinstimmenden Weise dürfte auch die Neubildung der Dissepimente, Nephridien und Blutgefäße erfolgen, d. h. sie geht ebensowenig von den noch vorhandenen alten Organen, als vielmehr von jener schon mehrfach erwähnten Wucherung der äußeren, gewissermaßen indifferenten Zellenschicht aus[13]).

Wenn es in den besprochenen Fällen sicher erwiesen ist, daß die Neubildungen nicht von den erhalten gebliebenen alten Teilen ausgehen und es dahingestellt bleiben muß, ob ihre Bildungsweise mit deren Embryonalentwicklung übereinstimmt, so gilt letzteres ganz gewiß nicht für die Regeneration eines anderen Organsystems, nämlich für den Darmkanal der Anneliden, um auch jetzt noch bei diesem besonders instruktiven Beispiel zu bleiben. Zwar kann es keinem Zweifel unterliegen, daß verlorene Teile des Mitteldarms durch Auswachsen von diesem, also entsprechend der Embryonalentwicklung, entstehen, aber schon bei dem Vorder- und Enddarm liegt es anders, indem die in der Ontogenie als Stomodaeum und Proctodaeum vom äußeren Keimblatt gelieferten Partien (Fig. 42 *A* u. *B*), bei der Regeneration einfach durch Auswachsen vom Entoderm her entstehen

können, also dann eine von den Forderungen der Keimblätterlehre abweichende Bildung zeigen (Fig. 43 *A—C* und 44 *A—E*).

Übrigens bietet die Neubildung des Darmkanals bei den Anneliden ein gutes Beispiel dafür, wie wenig die Vorgänge bei der Regeneration an bestimmte Regeln gebunden sind. Abgesehen davon, daß diese regenerativen mit den embryonalen Entwicklungsvorgängen eine recht geringe Übereinstimmung zeigen (Fig. 42—44), verlaufen sie nach den neueren Untersuchungen von Rievel, Hescheler, v. Wagner, Haase, E. Schultz, Nusbaum, Abel u. a. nicht nur bei

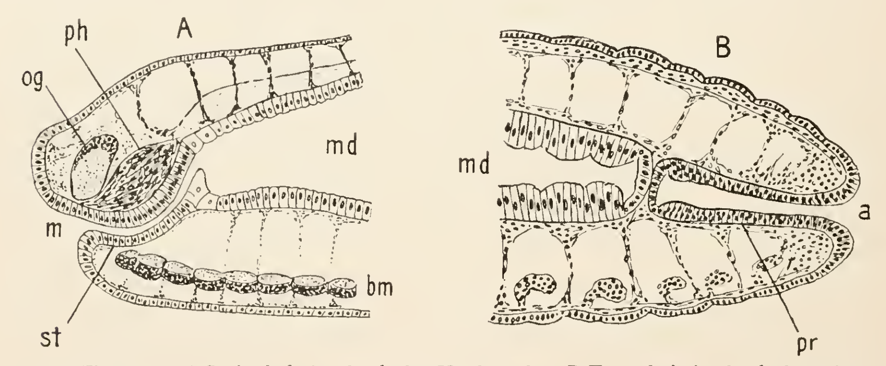


Fig. 42. *A* Sagittalschnitt durch das Vorderende; *B* Frontalschnitt durch das Hinterende eines Lumbricus-Embryos (nach R. W. Hoffmann, 1899). *a* After, davon ausgehend nach innen das Proctodäum (*pr* Enddarmanlage), *md* Mitteldarm, *m* Mundöffnung, davon ausgehend nach innen das Stomodäum (*st* Vorderdarmanlage), *og* oberes Schlundganglion (Gehirn), *ph* Mesodermatische Anlage der Pharynxmuskulatur, *bm* Bauchmark.

den einzelnen Arten, sondern unter Umständen sogar bei ein- und derselben Spezies in verschiedener Weise. So kann die Bildung des Enddarms nach Verwachsen sowohl der Darmwunde, wie derjenigen der Körperwand durch Annäherung des Darm- und Körperepithels, Vereinigen beider und Durchbrechen der Öffnung vor sich gehen (Fig. 44 *A* u. *B*); es kann aber auch wie in der Ontogenie durch Einsenken einer Ectodermeinstülpung an der Stelle der über der Wunde neu entstandenen Epithellage ein Proctodaeum gebildet werden (Fig. 44 *C* u. *D*) oder aber es kommt bald nach der Durchschneidung des Hinterendes zu einer Verschmelzung der Darm- und Epithelwundränder, so daß dadurch eine Öffnung bestehen bleibt, die direkt zur Afteröffnung wird (Fig. 44 *E*).

Wenn ein Ersatz der verloren gegangenen Teile von seiten der erhalten gebliebenen gleichartigen Organe nur im beschränkten Maße möglich ist, wie es gelegentlich, z. B. gerade bei der Regeneration des Nervensystems und Darmkanals der Anneliden der Fall sein kann, so werden andere, mehr indifferente Partien zur Ergänzung des Fehlenden her angezogen. Aus dem Verhalten des Vorder- und Enddarms der Anneliden bei der Regeneration geht übrigens hervor, daß diese in der Verwendung des zur Verfügung stehenden und für ihre Bildungsvorgänge nötigen Materials nicht besonders wählerisch ist, sondern es ohne große Rücksichtnahme auf die Zugehörigkeit zu verschiedenartigen Körperschichten, dort hernimmt, wo es am bequemsten zur Hand liegt. Andere Beispiele werden dies bestätigen und es geht auch aus dem schon länger bekannten und hier besonders nahe liegenden Verhalten des Pharynx der Turbellarien hervor, der nach v. Wagners Angabe bei der Regeneration der Rhabdocoelen aus dem Mesoderm entstehen soll, während er in der Ontogenie ectodermalen Ursprungs sei. Auch die neueren Untersuchungen an Planarien (von Bardeen, Lillie und Thacher) zeigen, daß der neue Pharynx einfach aus der

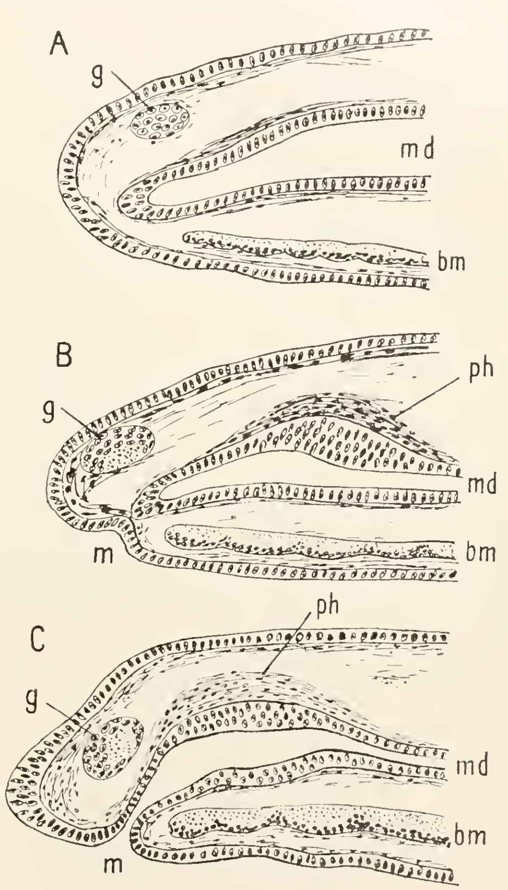


Fig. 43. Neubildung des vorderen Darmabschnittes bei der Kopfregeneration eines limicolen Oligochaeten. Der sich nach vorn erstreckende Mitteldarm (*md*) tritt in *B* mit einer kleinen Ectodermeinstülpung in Verbindung. In *C* ist an dieser Stelle die Verlötung und der Durchbruch erfolgt. Die Neubildung des Vorderdarmes (*ph*) geschieht also fast ausschließlich vom Mitteldarm her. *m* Mund, *ph* Pharynx, *bm* Bauchmark, *g* Gehirn.

Masse der Parenchymzellen gebildet wird. Freilich liegen bei den Turbellarien die Verhältnisse nicht so klar, wie bei den Anneliden, indem anscheinend nur die inneren epithelialen Teile des Pharynx ectodermalen Ursprungs sind und außerdem ein strenges Auseinanderhalten der Keimblätterderivate schon in der Embryonalentwicklung der Turbellarien seine Schwierigkeit hat (Bresslau, Mattiesen)[13].

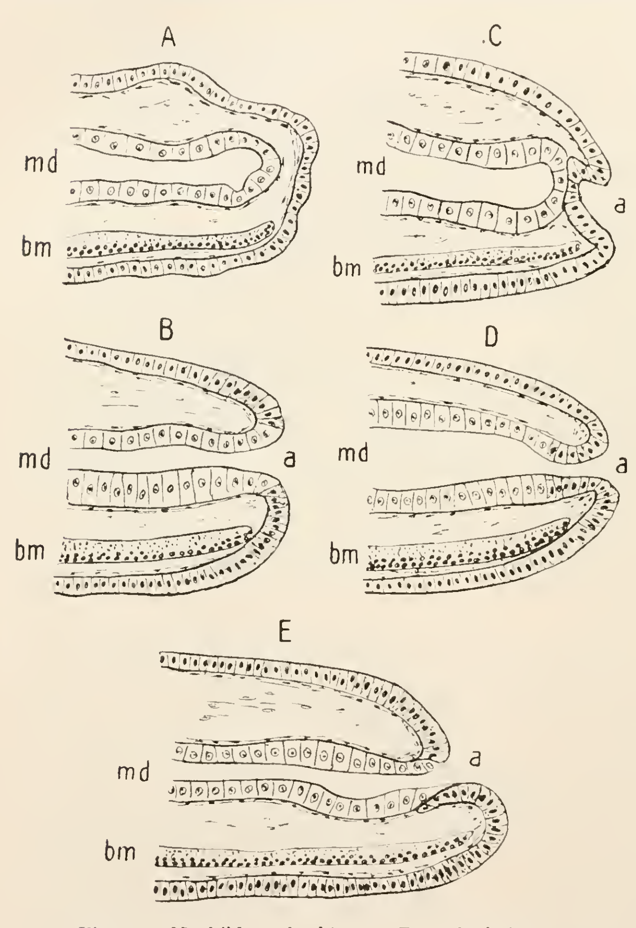


Fig. 44. Neubildung des hinteren Darmabschnittes bei der Regeneration des Schwanzendes eines limicolen Oligochaeten (etwas schematisiert nach M. Abel, 1902). *A* Körperwand und Darm geschlossen; *B* Durchbruch nach Verschmelzung ohne Proctodäum; *C* Einsenkung zum Proctodäum; *D* Verschmelzung und Durchbruch nach Bildung des Proctodäums; *E* Bildung des Afters durch direkte Verlötung von Darm- und Körperepithel ohne vorherigen Darmverschluß. *a* After, *bm* Bauchmark, *md* Mitteldarm.

Verschiedenartig je nach der Lage der Verhältnisse verläuft auch bei *Phoronis* der Ersatz des verloren gegangenen Vorderdarms und die darauf gerichteten Beobachtungen von E. Schultz lassen in mancher Beziehung eine gewisse Übereinstimmung mit den vorher bezgl. der Darmregeneration bei den Anneliden besprochenen Verhältnissen erkennen. Der Ösophagus entsteht einfach als ectodermale Einstülpung, d. h. wie in der Ontogenie als Stomodaeum, wenn die Phoronis am Vorderende so durchschnitten wird, daß der ge-

samte Ösophagus (und ein Teil des Vormagens) wegfällt. Bleibt jedoch beim Durchschneiden ein Teil des Ösophagus und damit also eine Partie des ectodermalen Vorderdarms zurück, so geht die Neubildung von diesem aus und die Verbindung wird durch Verschmelzen mit dem Körperepithel hergestellt. Aber auch noch auf eine dritte Weise kann die Neubildung und zwar dann erfolgen, wenn das nach der Verwundung sich schließende Körperepithel in das Ende des durchschnittenen Vormagens eingeklemmt wird, wie dies zuweilen vorkommt. Dann entsteht weiter vom apikalen Körperende entfernt eine ectodermale Einstülpung, ein Stomodaeum, welches den Vorderdarm aus sich hervorgehen läßt. Es wird also in diesen, wie in den vorher geschilderten Fällen, das gleiche Endziel auf verschiedenen Wegen erreicht, welches Verhalten Driesch als „äquifinale Regulation" bezeichnet hat. Ähnliche von ihm selbst und anderen beschriebene Vorkommnisse werden im Lauf dieser Betrachtungen noch mehrere zu erwähnen sein (vgl. hierzu auch S. 98).

Die Frage nach der Herkunft des bei der Regeneration verwendeten Zellenmaterials gehört mit zu den verwickeltsten Fragen dieses vielseitigen Problems und schon das vorher zur Erläuterung gewählte Beispiel der Anneliden zeigt, daß mit dem Satz „Gleiches von Gleichem" nicht viel geholfen ist. Wenn er sich auch vielfach als zutreffend erweist, so läßt er sich doch andererseits selbst bei einem Zurückgehen auf die embryonale Entstehung der betr. Teile häufig nur mit einem gewissen Zwang oder überhaupt nicht anwenden. Selbst bei den Wirbeltieren und sogar bei ihren höheren Vertretern, für die man der alleinigen Herkunft neugebildeter Teile aus gleichartigen Geweben ganz sicher zu sein glaubte, wurden Umwandlungen von Bindegewebszellen in Epithelien, Übergänge eines entodermalen in ein ektodermales Epithel und andere derartige sog. Metaplasien beobachtet, welche die allgemeine Geltung jenes Satzes sogar für die höheren Tierformen als einigermaßen zweifelhaft erscheinen lassen, zumal noch andere, weiterhin zu erörternde Gründe für diese Annahme hinzukommen.

Neubildungen bei der Regeneration, die aus ungleichartigem Material hervorgehen und mit der embryonalen Entwicklung nicht

übereinstimmen, sind im Lauf der letzten Zeit immer mehr beobachtet worden und bei der großen Bedeutung des Gegenstandes sollen einige von ihnen, die sich auf ganz verschiedene Tierformen beziehen und möglichst differenter Natur sind, hier noch besprochen werden. Ganz kurz erwähnt seien nur die neueren Befunde von Reed und Ost, welche Autoren bei der Regeneration von Extremitäten an Krebsen (*Dekapoden* und *Isopoden*) die Muskulatur der neuen Glieder durch Wucherung vom ectodermalen Körperepithel her, also gewiß auf eine andere Weise entstehen sahen, als sie der embryonalen Bildungsweise entspricht. Das gleiche gilt von der durch J. Löb und Mingazzini, sowie später von L. Schultze festgestellten Neubildung des Gehirnganglions von *Ciona intestinalis* nach dessen völliger Entfernung. Diese ist verhältnismäßig leicht auszuführen, da das Ganglion der Ascidie ziemlich oberflächlich (zwischen Mund- und Analsipho Fig. 45) gelegen und schon äußerlich wahrnehmbar ist. Bei der Wundheilung werden neue Epithelien vom Mundsipho und der Peribranchialwand her geliefert, woraus dann infolge einer Zellenwucherung das neue Ganglion hervorgeht [14]).

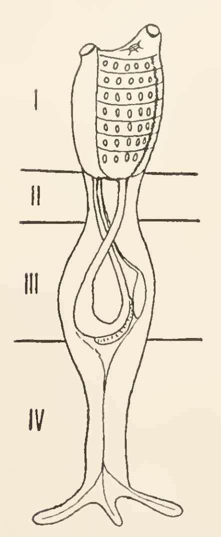


Fig. 45. Schema der Körperregion von *Clavellina* (nach Driesch, 1902). I Region des Kiemenkorbs mit Ein- und Ausströmungsöffnung, dazwischen das Ganglion, II Region des Anfangs- und Enddarms, III Eingeweidesack mit Magen, Darm, Herz und Geschlechtsdrüsen, IV Stammstolo, der sich in Stolonen fortsetzt.

Noch weitergehende Abweichungen sind uns durch Drieschs wichtige und interessante Versuche an *Clavellina* bekannt geworden. Driesch unterscheidet am Körper dieser Seescheide vier Regionen, nämlich erstens den Kiemenkorb mit Aus- und Einströmungsöffnung, Ganglion, Kiemenkorb, Endostyl und Cloake (Fig. 45, *I*), zweitens einen Abschnitt mit Vorder- und Enddarm, drittens den Eingeweidesack mit Magen, Herz, Geschlechtsdrüsen und viertens einen unteren organfreien Abschnitt (Fig. 45). Dieser letztere, der sog. Stammstolo wird nach Abtrennung vom Eingeweidesack in kürzester Zeit regeneriert, aber auch der noch unterhalb der Darm-

enden vom Eingeweidesack abgetrennte Kiemenkorb kann mit allen Bestandteilen des vorderen Abschnitts (Kiemenspalten, Siphonen, Ganglion etc.) neu gebildet werden und ist nach Verlauf von etwa einer Woche wieder funktionsfähig. Es ist auf diese Art der Neubildung ein besonderes Gewicht zu legen, weil ein sehr typischer, durch den Besitz einer größeren Anzahl spezieller Organe ausgezeichneter Körperteil von einem ganz andersartigen Teil, der diese nicht besitzt, regeneriert wurde, also jedenfalls nicht „gleiches von gleichem" gebildet werden konnte.

Diesen Befunden in gewisser Beziehung ähnlich und in ihren Ergebnissen nicht minder überraschend sind die Versuche von Przibram an *Antedon,* bei welchem Haarstern die Scheibe mitsamt den darin enthaltenen Weichteilen und den Armen entfernt und daraufhin sogar nach völligem Auskratzen des Kelchbodens vom Kelch her eine Regeneration der Scheibe mit den zugehörigen Organen und den Armen erzielt wurde.

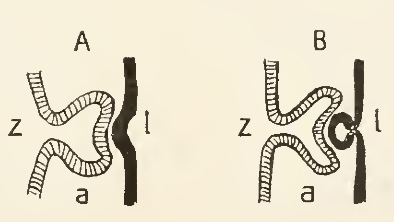


Fig. 46. Schematische Darstellung der frühen Entwicklung des Wirbeltierauges. *A* Einsenkung der Linsengrube (*l*) in die primäre Augenblase (*a*), die durch einen Stiel mit dem Zwischenhirn (*z*) in Verbindung steht; *B* späteres Stadium, *C* das Linsensäckchen (*l*) im Begriff, sich vom Ektoderm abzuschnüren; die Augenblase (*a*) ist infolge der Einstülpung zweischichtig geworden, zwischen ihrer Innenwand und der Linse der Glaskörper (*g*).

Eines der bekanntesten und durch wiederholte Untersuchung einer ganzen Reihe von Forschern bis ins einzelne und mit zweifelloser Sicherheit festgestellte Beispiel nach dieser Richtung ist dasjenige der Linsenregeneration am Tritonenauge. Nach Entfernen der Linse bildet sich diese, wie die höchst sinnreichen Versuche von Colucci und G. Wolff gezeigt, sowie die von Erik Müller und Fischel bestätigt haben, ganz abweichend von der embryonalen Entstehungsweise vom Rande der Iris her. Ontogenetisch entsteht die Linse des Wirbeltierauges aus einer gruben- bezw. bläschenförmigen Einsenkung des Ektoderms über der vom Gehirn ausgegangenen primären Augenblase, welche durch sie dellenartig eingedrückt wird

und sich später in einen zweischichtigen Becher umwandelt, dessen Rand die Linsenanlage umgreift und in dessen Höhlung sich der Glaskörper ausbildet (Fig. 46 *A—C*). Bei der Regeneration aber, wenn die Linse durch einen von vornher geführten Schnitt ähnlich wie bei einer Staaroperation und zwar vollständig entfernt wurde, entsteht sie durch eine Zellwucherung und Verdichtung vom Epithel der Iris, d. h. also vom Rande des Augenbechers aus (Fig. 47 *A—D*) und nicht etwa, wie man es vielleicht eher erwarten sollte, vom Hornhautepithel her. Die Differenz in der regenerativen und embryonalen Linsenentwicklung liegt somit auf der Hand.

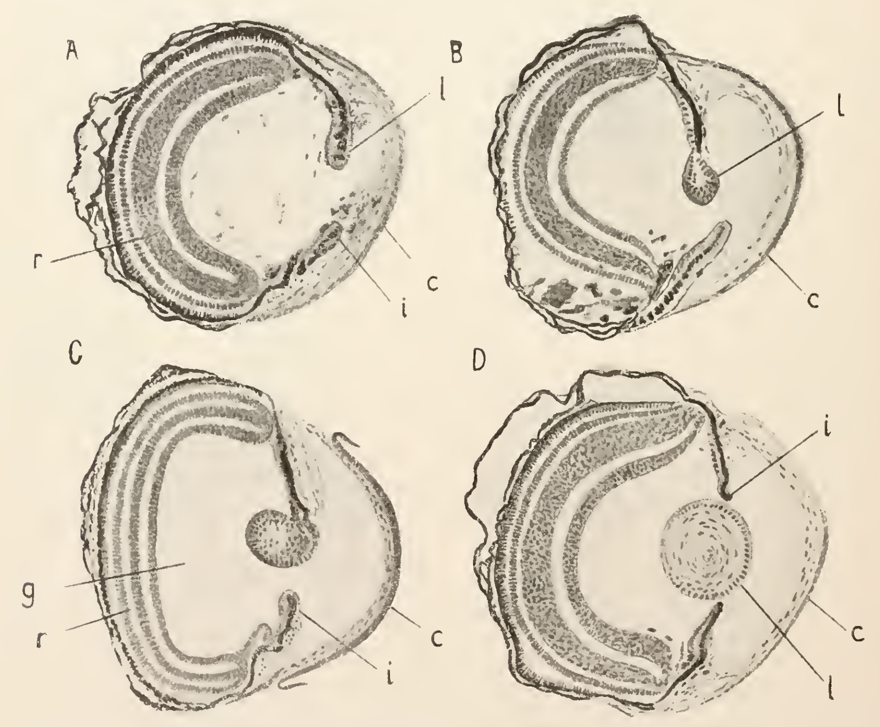


Fig. 47. Neubildung der Linse im Auge der Tritonlarve nach Entfernung der normalen Linse (nach Fischel 1900 und E. Müller, 1896). *A* Verdickung des oberen Irisrandes zur Linsenbildung (10 Tage nach der Operation), *B* und *C* die Linse im zunehmenden Wachstum, *D* weiteres Stadium der ziemlich ausgebildeten Linse (21 Tage nach der Operation). *c* Cornea; *g* Glaskörper, *i* Irisrand, *l* Linse, *r* Retina.

Durch verschiedenartig modifizierte, ebenfalls besonders an Amphibien vorgenommene Versuche, konnte gezeigt werden, daß die Linse an dem in Entwicklung begriffenen Auge von recht differentem

Material gebildet werden kann. Es handelte sich bei diesen Experimenten hauptsächlich darum, das normaler Weise der Linsenbildung dienende Zellenmaterial zu entfernen und durch anderes zu ersetzen, um zu erkennen, welche Faktoren bei der Linsenbildung eine Rolle spielen. Da diese Versuche nicht nur mit Entnahme bezw. mit Zerstörung einzelner Partien, sondern auch mit Übertragung solcher verbunden waren, wird auf sie besser erst später bei Behandlung der Transplantation einzugehen sein.

Die Zahl der Fälle, in denen bei der Regeneration nicht gleiches von gleichem gebildet wird und das Material für die Neubildungen in anderer Weise als bei der Embryonalentwicklung zu beschaffen ist, ließe sich noch um eine ganze Reihe vermehren, doch soll hier davon abgesehen und nur noch **ein** Punkt hervorgehoben werden. Wenn bei der Regeneration tatsächlich nur gleiches von gleichem gebildet werden könnte, so müßte sie in allen den Fällen unterbleiben, in welchen die betreffenden Teile vollständig entfernt wurden, so wie dies etwa bei der Linsenregeneration oder bei derjenigen des Turbellarienpharynx geschieht, der völlig unabhängig vom alten Pharynx an einer anderen Stelle und in einer von der Ontogenie abweichenden Weise gebildet wird (S. 69). Die Möglichkeit, die verloren gegangenen Teile anderswoher zu beschaffen, bedeutet entschieden einen Vorteil für die Einrichtung der Regeneration und jedenfalls ist diese Möglichkeit weit mehr vorhanden, als man bisher annahm. In besonders anschaulicher Weise wird dies durch Versuche an Larvenstadien, speziell an Amphibienlarven erläutert, bei denen die Zerstörung bestimmter Körperpartien dennoch die Bildung der Teile, die aus ihnen hervorgehen sollte, nicht verhinderte. Solche Versuche wurden von Byrnes in der Weise vorgenommen, daß an sehr jungen Froschlarven, deren Hintergliedmaßen noch nicht oder eben erst angelegt waren, mit einer heißen Nadel die betreffende Körperregion zerstört wurde. Wenn die Larven diese Verletzung überlebten und Wundheilung eintrat, so brachten sie trotz jenes Eingriffs hintere Extremitäten zur Ausbildung, welche von normalen kaum zu unterscheiden waren [14]).

Diese letzteren Betrachtungen führen auf ein Gebiet, welches hier nicht zur Diskussion steht und eine Behandlung für sich erfordern

würde, nämlich zu den Versuchen über Substanzentnahme von Embryonen, denn die Neubildung der Extremitäten nach Zerstörung ihrer Anlage läßt sich mit den Ergebnissen jener Experimente vergleichen, bei denen nach Abtötung eines Teils, etwa der Hälfte des noch in frühester Entwicklung begriffenen Embryos aus der anderen unverletzten Hälfte nicht nur ein Halbembryo, sondern durch nachträglichen Ersatz der zerstörten Teile ein Ganzembryo entsteht, ein Vorgang, der von Roux bekanntermaßen als Postgeneration bezeichnet wurde. Die Frage nach der Art der hierbei sich vollziehenden Neubildungen und der Beschaffung des für sie nötigen Materials gehört in das Gebiet des Determinationsproblems und kann hier nicht behandelt werden.

Erfolgt am ausgebildeten Tier eine Regeneration von ungleichartigen Teilen aus, so ist die Frage aufzuwerfen, ob im Körper dafür geeignete Bildungsherde, vielleicht von der Embryonalentwicklung her unentwickelt gebliebene Zellenkomplexe vorhanden sind, die später in Aktion treten, oder ob ein vorher nach anderer Richtung ausgebildetes Zellenmaterial in der Lage ist, eine Rückdifferenzierung durchzumachen und ganz andere Gebilde aus sich hervorgehen zu lassen als diejenigen, für die es vorher bestimmt war und zu denen es beim gewöhnlichen Verlauf der Dinge Verwendung gefunden hätte. Die bereits früher angeführten und manche andere Erfahrungen sprechen mehr für die zweite der beiden Auffassungen, sowie dafür, daß eine „Spezietät" der Zellen in den verschiedenen Organen des tierischen Körpers nicht in dem Maße vorhanden ist, wie man vielfach anzunehmen geneigt war. Auf diesen wichtigen Punkt wird bald noch wieder zurückzukommen sein.

Die Betrachtungen über die Herkunft des Regenerationsmaterials lenkten uns von derjenigen des Regenerats selbst, d. h. der zu ersetzenden, neu zu bildenden Körperteile ab. Waren diese in größerem Umfang entfernt worden und handelt es sich etwa um einen zu regenerierenden Kopf, Schwanz, eine Extremität u. s. f., so tritt das Regenerat gewöhnlich in Form eines kleinen, meist farb-

losen Kegels, der sog. Regenerationsknospe, an der Wundstelle auf. Die Anlage des Regenerats ist damit gegeben, es handelt sich nun weiter um seine Ausgestaltung, welche beiden Momente Driesch auseinander hält und hinsichtlich des letzteren einen Verlauf der Regeneration in „Etappen" vertritt, welches Verhalten in bestimmten Fällen, wie etwa bei den Arthropoden, besonders deutlich zur Erscheinung kommt, indem bei ihnen durch die Häutungen im Verlauf der Regenerationsvorgänge gewisse Grenzen gesetzt sind. Die einzelnen Etappen können eine gewisse Unabhängigkeit voneinander zeigen und wenn einzelne Etappen ausfallen, wie es geschehen kann, kommen (nach Driesch) jene Unvollkommenheiten in der Ausbildung des Regenerats zustande, von denen später (S. 124) noch die Rede sein wird.

Fast scheint es nach den vorliegenden Angaben die Regel zu sein, daß die Ausgestaltung des Regenerats an der Spitze beginnt und nach der Basis fortschreitet. Man hat dies für die Ausbildung gewisser Teile am Annelidenkörper für regenerierende Extremitäten bei Arthropoden und Wirbeltieren festgestellt, bei denen man fand, daß zuerst die am weitesten distal gelegenen Fußglieder und Skeletteile fertig gestellt werden und die weitere Ausbildung proximalwärts fortschreitet (Driesch, Herbst, Tornier, Bauer u. a.). Freilich ist diese Regel, wenn sie sich tatsächlich als solche erweist, nicht ohne Ausnahme, indem (nach Tornier 1900) bei Regenerationsprozessen jeder Art am Amphibienkörper stets zuerst die Hautgebilde der Basalpartien und von hier aus fortschreitend erst diejenigen der Spitze zur Differenzierung gelangen, während es sich mit den Skelettteilen umgekehrt verhält. Auch bei Insekten (so bei den Libellenlarven nach Child und Young) können zwar zuerst die Krallen der verloren gegangenen und sich neu bildenden Füße angelegt werden, aber ihre Ausbildung kann auch erst später erfolgen und jedenfalls sollen die Tarsalglieder von der Basis distalwärts fortschreitend ihre Entstehung nehmen. Ebenso läßt sich bei den Oligochaeten und zwar sowohl Limicolen (*Tubifex*) wie Terricolen (*Lumbricus*) leicht beobachten, daß bei ihren Schwanzregeneraten zuerst die Differenzierung der Segmente am basalen Teil und später erst gegen die

Spitze hin erfolgt (Fig. 48), so wie dies bei der Embryonalentwicklung der Fall ist. Während an der Basis dieser Schwanzregenerate die Segmente schon recht breit und die Ausbildung ihrer Organe im Innern bereits weit gediehen ist, liegen die Dissepimente am distalen Ende noch dicht zusammen und die Ausbildung ist hier noch weit zurück (Fig. 48 *A*—*C*). Allerdings kann der distalste der Körperringe, nämlich das Analsegment, sich insofern vor den anderen auszeichnen, als an ihm bereits in recht früher Zeit die Afteröffnung zum Durchbruch kommt.

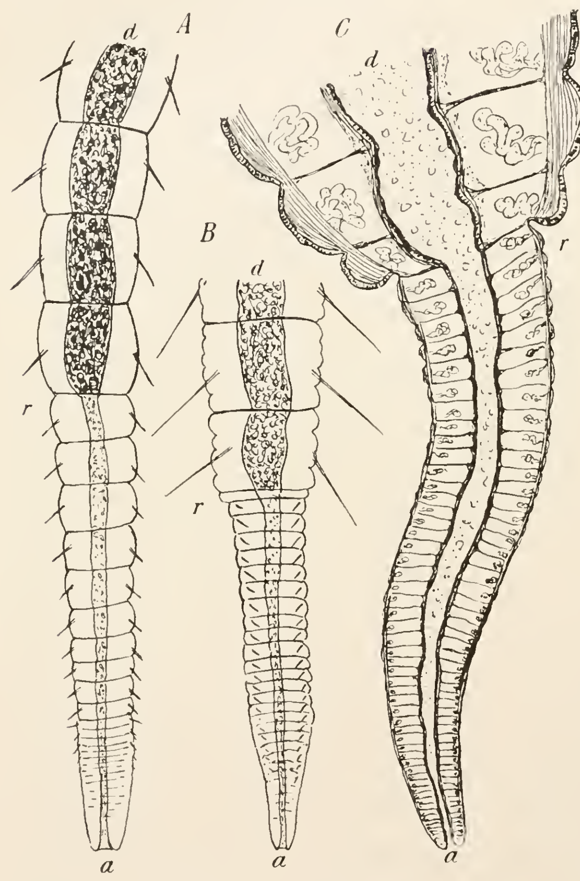


Fig. 48. Regenerate am hinteren Körperende, *A* von *Lumbriculus*, *B* von *Tubifex* (nach Untersuchungen über die Regenerationsvorgänge dieser Würmer von C. Müller), *C* von *Lumbricus*, nach einem Längsschnitt (Original). Oben die alten Teile des Wurms, unten das bei *r* beginnende Regenerat, *d* Darmkanal, *a* After, an der Spitze des Regenerats.

Das Verhalten, bei welchem die den alten Teilen zunächst gelegenen Partien des Regenerats früher als die weiter entfernt davon gelegenen zur Ausbildung gelangen, erleichtert die Vorstellung von der Beeinflussung der in Neubildung begriffenen Teile durch das Ganze. Eine solche Beeinflussung ist aber nicht von der Hand zu weisen, wenn man sieht, wie von der Wundfläche aus ganz andersartige Teile gebildet werden, als diese selbst enthält, nämlich diejenigen Partien, die früher (vor der Verwundung) von hier aus distalwärts sich erstreckten. Entstehen die

basalen Teile zuerst, so scheinen sie sich den schon ausgebildet vorhandenen alten Partien direkt anzuschließen und von diesen ausgehend setzt sich dann die weitere Differenzierung auf die entfernteren Regionen fort. Es wird hiervon, wie von der weiteren Ausgestaltung der Regenerate später noch die Rede sein.

Nach einem von Barfurth aufgestellten, von Driesch, Morgan, Hescheler und anderen Forschern bestätigten Gesetz, ist das Regenerat im allgemeinen senkrecht zur Schnittfläche orientiert. Stellt diese einen Querschnitt durch den Körper oder einen Körperanhang dar, so fällt dessen Längsachse mit derjenigen des Regenerats ungefähr zusammen, ist sie dagegen schräg gerichtet, so ist dies auch mit dem Regenerat der Fall (Fig. 49—51). Eine intensivere Produktion von Zellenmaterial an den weiter proximal liegenden Stellen der schräg gerichteten Wundfläche, durch welche die Ungleichheit behoben und das Regenerat in der richtigen Weise eingestellt wurde, scheint nicht stattfinden zu können. Vielmehr erfolgt die Produktion von Regenerationsmaterial an den einzelnen Punkten der schrägen Wundfläche etwa im selben Verhältnis wie an denen

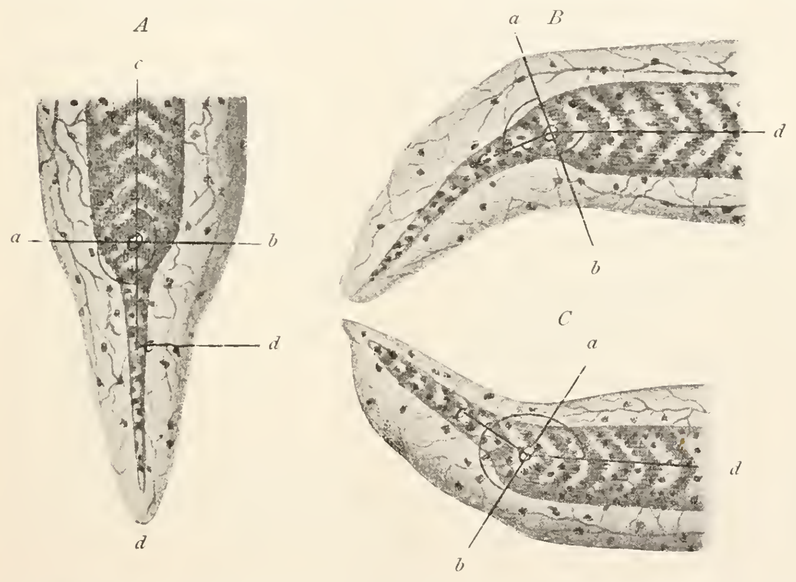


Fig. 49. *A—C* Regeneration der abgeschnittenen Spitze des Froschlarvenschwanzes, *A* gerade, *B* und *C* schräg abgeschnitten; *ab* bezeichnen die Schnittrichtung, *cd* die Längsachse (nach Barfurth 1891 u. 1906).

der quer gerichteten Wunde; die Folge davon ist, daß die Orientierung des Regenerats im Allgemeinen durch die Richtung der Wundfläche und nicht durch diejenige des Körpers bestimmt wird. Unter Umständen und bis zu einem gewissen Grade scheint freilich die von Schrägschnitten ausgehende Neubildung in einzelnen Regionen der Wunde eine intensivere als an anderen sein zu können, wie dies nach Morgans Beobachtungen z. B. an schrägen Wunden des vorderen Körperendes bei *Bipalium* und anderen Planarien eintritt. Dann erfolgt die Neubildung hauptsächlich an den am weitesten distal gelegenen Partien, die Kopfbildung beschränkt sich auf die vorderen Teile und die Abschrägung nach hinten zu bleibt zunächst erhalten. In diesen Fällen scheint also nicht die Wundfläche, sondern vielmehr die Körperachse für den Verlauf der Regeneration bestimmend zu sein.

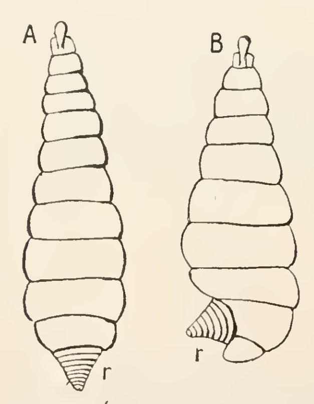


Fig. 50. Zwei nach hinten regenerierende Vorderstücke eines Regenwurms (*Eisenia foetida*). *A* mit gerader, *B* mit schräger Schnittfläche und infolgedessen *A* mit gerade, *B* mit schräg gerichtetem Regenerat (*r*). Original.

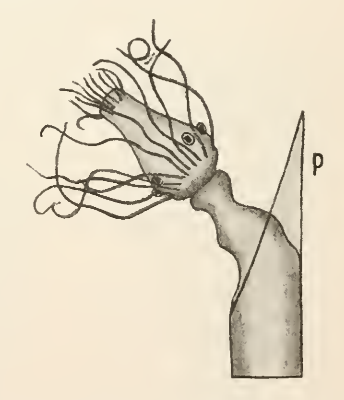


Fig. 51. Reparationshydranth an einem schräg abgeschnittenen Tubulariastock nach erfolgter Streckung aus dem Perisarc (*p*), einen Winkel mit der Stockachse bildend (nach Driesch, 1896).

Übrigens könnten für die Ausbildung des Regenerats zumal an solchen Wunden, welche von der Querrichtung stark abweichen, noch andere Momente in Betracht kommen. Zwar besitzen manche Tiere die Fähigkeit, auch solche Teile des Körpers, die durch Längsschnitte abgetrennt wurden, zu ergänzen; bei Hydroidpolypen und Planarien sieht man sogar die abgespaltene Körperhälfte nach Schluß der Wunde wieder neugebildet werden (Fig. 27, S. 37, und Fig. 99 *A—C*, S. 139), aber ein derartiges Regenerationsvermögen ist doch verhältnismäßig

selten und bei vielen Tieren zeigen die einzelnen Körperregionen eine recht verschiedenartige Regenerationskraft, was für die Entstehung von Regeneraten an sehr schräggeführten Wunden immerhin von Bedeutung sein könnte.

Für den verschiedenartigen Verlauf der Regeneration an einer schrägen Wunde bietet der von Child sehr eingehend untersuchte Fleischpolyp, *Cerianthus solitarius*, ein ausgezeichnetes Beispiel, obwohl allerdings die Ausbildung einer Regenerationsknospe hierbei nicht in Frage kommt und die Eigenart des Objekts, sowie manche andere, bei jenen Untersuchungen speziell berücksichtigte, hier aber zunächst nicht in Betracht zu ziehende Faktoren gewisse Eigentümlichkeiten im Verlauf des Regenerationsprozesses mit sich bringen. *Cerianthus* gehört zu den Tierformen, bei welchen die Regenerationsfähigkeit in verschiedenen Körperregionen eine differente ist und zwar erweist sie sich am stärksten in der Mundgegend und nimmt nach unten zu stetig ab, um schließlich am aboralen Ende ganz aufzuhören. Wird mittelst eines etwa durch die Körpermitte geführten sehr schrägen Schnittes die obere in der Umgebung des Mundes mit einem doppelten Tentakelkranz (Lippen- und Randtentakeln) versehene Hälfte abgetrennt, so schließt sich die Wunde durch Einrollen der Ränder und am fünften Tage nach der Operation beginnt eine Gruppe unansehnlicher Randtentakel-

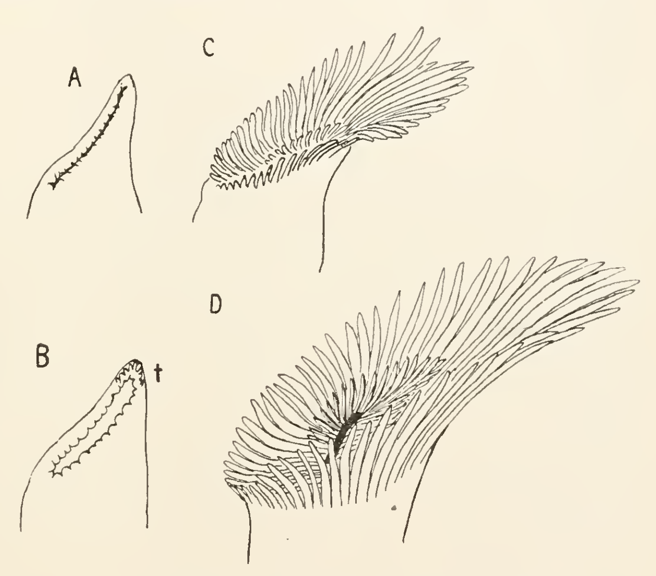


Fig. 52. *Cerianthus solitarius*, schräg abgeschnitten. die Wunde durch Einrollen der Ränder geschlossen (*A*), *B* zeigt am oberen oralen Teil die ersten Randtentakelknospen (*t*), *C* und *D* weitere Stadien der Tentakelbildung nach 10 und 14 Tagen (nach C. M. Child, 1904.)

knospen aufzutreten (Fig. 52 *A* und *B*), aber nur am obersten, oralen Teil, im übrigen fehlen sie noch völlig. Dementsprechend schreitet auch das Wachstum und das weitere Auftreten der Tentakeln vom oralen nach dem aboralen Teil der Wundstelle fort, wie sich aus der Vergrößerung und dem weiteren Erscheinen von Rand- wie von Lippententakeln erkennen läßt (Fig. 52 *C* und *D*). Erst ganz allmählich findet dann ein Ausgleich in der Länge der Tentakel und die damit verbundene Geraderichtung der Mundscheibe statt. — Erfolgt somit auch von den aboralen Partien der Wundfläche eine Regeneration und wird schließlich das ganze Vorderende wieder hergestellt, so ist doch der Verlauf des Regenerationsprozesses in den unteren Teilen sehr verlangsamt und man hat tatsächlich einen Fall vor sich, in welchem der Ersatz der Teile an ein- und derselben Wunde entsprechend der verschiedenen Regenerationsfähigkeit der einzelnen Körperregionen verläuft. Bei tieferer Schnittführung dürfte schließlich die Regeneration an den unteren Partien der Wunde unvollkommen werden oder ganz ausbleiben und dann würde die Beeinflussung des Regenerationsverlaufs durch die Körperregionen noch auffallender sein. Jedenfalls kann der Verlauf und die Ausgestaltung der Neubildungen auch durch dieses Moment beeinflußt werden.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu den infolge der schrägen Schnittführung am Körper in abweichender Stellung orientierten Regeneraten zurück. Sollen diese funktionierend und dauernd nützlich in den Körper einbezogen werden, so müssen sie eine nachträgliche Verlagerung erfahren, und in der Tat ließ sich an den schräg gerichteten Flossen von Fischen und Froschlarven, sowie an den schief angesetzten Köpfen und Schwänzen von Planarien und Anneliden eine spätere Geradstreckung feststellen, die zu einer Einbeziehung der betreffenden Teile in die normale Körpergestalt führte. Möglich war sie nur durch bestimmt gerichtete, hauptsächlich einseitige und überhaupt ungleichartige Wachstumsvorgänge, vielleicht denen vergleichbar, welche (in umgekehrter Weise) bei den Schneckenembryonen eine Überführung der symmetrischen in die asymmetrische Gestalt bewirken. Inwiefern dabei die Verrichtungen der betreffenden Körper-

teile und ihre allmähliche Verwendung beim Gebrauch von Bedeutung ist, wie es zumal bei der Flossenstreckung nahe liegt und auch durch Versuche (über die „funktionelle Orthopädie" besonders von Barfurth) geprüft wurde, aber schließlich auch bei den Köpfen und Schwänzen der Würmer denkbar wäre, kann hier nicht erörtert werden, da man sich in diesen Fragen vorläufig noch auf zu unsicherem Gebiet bewegt[15]).

Umgestaltungs- und Wachstumsvorgänge,

wie sie bei den zuletzt besprochenen Regenerationsprozessen auftreten, spielen nicht nur bei diesen, sondern überhaupt bei der Regeneration eine große Rolle. Von Umformungen der regenerierenden Teilstücke, ganz abgesehen von den an ihnen stattfindenden Neubildungen, war schon vorher bei einzelligen Tieren die Rede und bei den Infusorien, speziell bei *Stentor*, konnte beobachtet werden, daß das Peristom seitlich angelegt und erst nachträglich in seine definitive Stellung am Körperende verschoben wird. Ähnliche Verlagerungen einzelner Organe und Organanlagen sind von regenerierenden Metazoen bekannt, so können gewisse Organe, wie z. B. das Gehirn und der Pharynx, bei den Turbellarien verschoben werden, wenn ihre Lage zu der durch die Regeneration veränderten Körperform nicht mehr paßt. Diese Verschiebungen sind zumal beim Pharynx der Planarien oft sehr weitgehende (Fig. 27 u. 28 S. 37) und es braucht kaum besonders betont zu werden, daß bei der Herstellung des richtigen Verhältnisses zwischen der alten und neuen Form Wachstumsvorgänge eine wichtige Rolle spielen[16]).

Welche bedeutende Veränderungen der Form nicht nur durch Neubildung von Gewebe, sondern auch durch die Umbildung der vorhandenen Teile vor sich gehen, zeigt sich am deutlichsten an den der Körpermitte entnommenen Bruchstücken recht verschiedener Tierformen, z. B. solcher von *Hydra*, die sich erst abrunden, dann wieder strecken, recht bedeutend in die Länge wachsen und neue Organe, Tentakeln und die Fußscheibe bilden (Fig. 26 S. 36). Mit am klarsten kommt diese von Morgan mit dem Namen

belegte Gestaltsumwandlung bei den Planarien zum Ausdruck. Stücke, die durch quer oder schräg geführte Schnitte aus dem Planarienkörper gewonnen wurden (Fig. 28 u. 29, S. 38), vermögen nicht nur in der früher angegebenen Weise die fehlenden Teile vorn, hinten oder an den Seiten zu ergänzen, sondern in dem Bestreben, sich der stark verkleinerten Form des Individuums anzupassen, verändern sie häufig durch Stellung oder sonstige Umformung ihre eigene Gestalt in recht beträchtlichem Maße, wie schon durch die wenigen hier mitgeteilten Fälle gezeigt wird (Fig. 53 *A*—*C*). — Ein ganz besonders instruktives Beispiel für die Morphallaxis bietet das daraufhin ebenfalls von Morgan und von Child untersuchte *Bipalium kewense,* die bekannte langgestreckte, durch den verbreiterten Kopf ausgezeichnete Landplanarie. Ein durch zwei quere Schnitte aus der vorderen Körperpartie geschnittenes, breites und plumpes Stück erscheint nach vollzogener Regeneration, die sich besonders in der Neubildung des Kopfes betätigt, infolge der stattgefundenen Längsstreckung nach Verlauf von reichlich

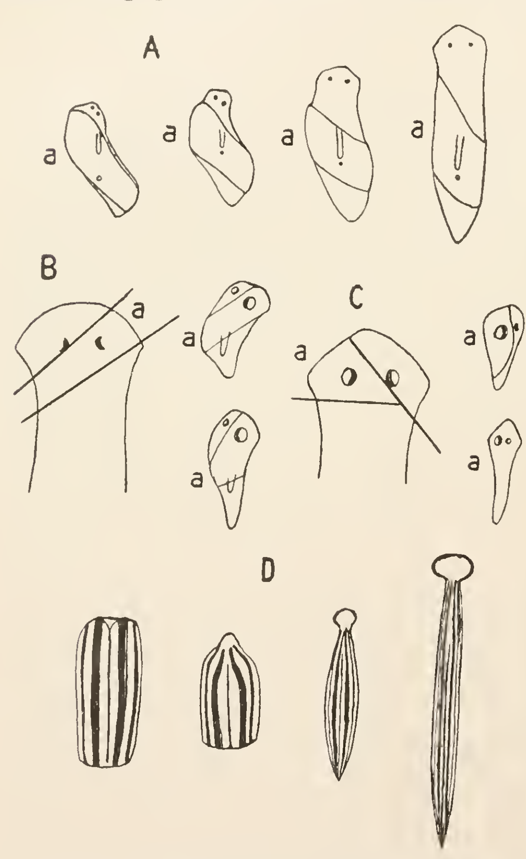


Fig. 53. Regeneration einzelner Stücke von Planarien (nach Morgan, 1900 u. 1901). *A* Stück (*a*) aus der Gegend des Pharynx mit den aufeinander folgenden Stadien der Umgestaltung und Ergänzung; *B* und *C* aus dem Kopf herausgeschnittene Stücke (*a*) in ihrer Umgestaltung und Ergänzung zu kleinen Planarien. *D* Ein Teilstück von *Bipalium kewense* in seiner Ausgestaltung zur kleinen Planarie binnen 18 Tagen.

zwei Wochen als ein schlankes Tier von etwa doppelter Länge des ursprünglichen Teilstücks (Fig. 53 *D*).

Wie in den hier angeführten Fällen unter teilweiser Umarbeitung des vorhandenen Materials aus einem wenig umfangreichen Teilstück eines Tieres eine Ganzbildung hervorgeht, so können sich ähnliche Umgestaltungsvorgänge auch an einzelnen Körperpartien vollziehen, die mit dem Ganzen in Verbindung stehen. Ein derartiges Verhalten wurde kürzlich von Przibram bei der Gliedmaßenregeneration der ägyptischen Gottesanbeterin (*Sphodromantis bioculata*, 1906) beobachtet. Nach Durchschneidung des Hüftgliedes eines Beines dieser Heuschrecke wird nämlich die Regeneration der verloren gegangenen Teile nicht durch Hervorsprossen neuen Materials bewerkstelligt, sondern es erfolgt nach Pzribrams Angabe nur eine „zapfenförmige Zurundung" des Stumpfes und dessen Umformung zu einem verkleinerten Hüftglied. Indem sich auch das weitere Wachstum und die Differenzierung im Hüftglied an die jetzt gegebenen Proportionen hält, kommt es zu einer „verkleinerten Ganzbildung" und das Ganze ist als ein morphallaktischer Vorgang aufzufassen.

In gewissem Sinne hierher zu rechnen ist das von Bickford, Driesch und Stevens festgestellte, sowie neuerdings wieder von Godlewski genauer untersuchte Verhalten nach Abschneiden der Köpfchen bei *Tubularia*, die nicht durch Vermehrung des Zellenmaterials, sondern durch dessen Umformung und Verlagerung, d. h. also durch Umgestaltung der betreffenden Partien des Cönosarks neu gebildet werden, wie auch ihr darauffolgendes Heraustreten aus der Perisarkröhre auf Streckungsvorgängen der den Polypen benachbarten Stammteile, d. h. ebenfalls auf Formveränderungen und Verschiebungen der betreffenden Zellen, beruht (Fig. 63 S. 98). Es wird von diesen Vorgängen besonders im Hinblick auf die andersartige Verwendung der Zellen nochmals die Rede sein.

Dafür, wie Wachstums- und Umgestaltungsvorgänge mit der Neubildung von Material bei der Regeneration zusammen arbeiten, um das Verlorene wieder herzustellen, sei außer den schon vorher erwähnten Fällen, besonders der Planarien (Fig. 53 u. 27—29 S. 37), noch das etwas andersartige Beispiel von *Cerianthus* nach der von Child ge-

wählten sehr charakteristischen Versuchsanordnung vorgeführt. Einem *Cerianthus* wurde der doppelte Tentakelkranz dicht unter der Ansatzstelle am oralen Pol durch einen queren Schnitt abgetrennt und außerdem wurde noch ein quergerichteter Einschnitt weiter unten, aber noch in der Höhe des Schlundrohrs und bis zu diesem geführt (Fig. 54 *A*). Die Folge davon ist, daß nicht nur am oralen Ende eine neue Tentakelkrone entsteht, sondern auch an der unteren Schnittstelle Tentakeln im Halbkreis hervorsprossen und ferner eine zweite Mundöffnung sich hier bildet, da der Schnitt bis in das Schlundrohr hineingeführt worden war (Fig. 54 *B* u. *C*). Um diese Öffnung ist der in ziemlich normaler Anordnung aus Rand- und Lippententakeln bestehende untere Tentakelkranz aufgestellt. Die auf diese Weise entstehende teilweise Doppelbildung wird aber allmählich dadurch korrigiert und normalen Verhältnissen entgegengeführt, daß der untere Tentakelkranz stetig nach oben vorrückt (Fig. 54 *D* u. 55) und durch Reduktion bezw. Auseinanderweichen der darüberliegenden Tentakeln am Ende mit dem oberen Tentakelkranz in gleicher Höhe zu liegen kommt (Fig. 54 *E*), so daß zuletzt, wenn auch noch die trennenden Partien zwischen den beiden Mundöffnungen geschwunden sind und

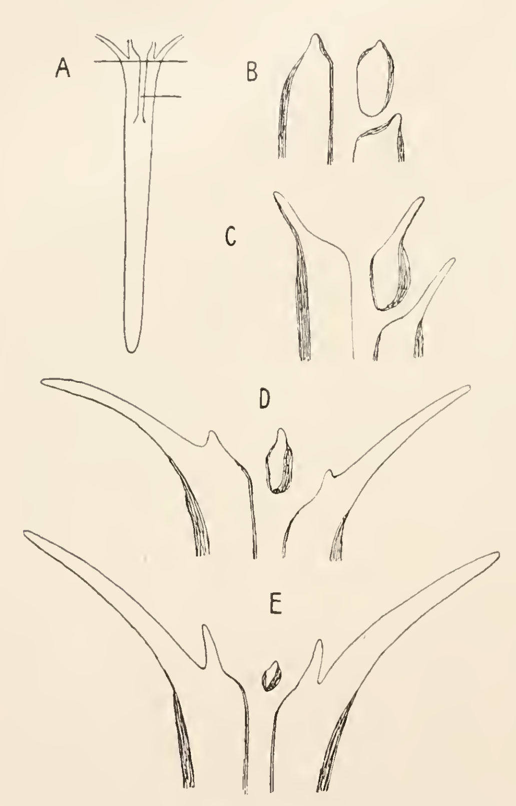


Fig. 54. *Cerianthus solitarius*. In *A* der obere und untere Schnitt durch Linien angedeutet, *B*—*E* Längsschnitte durch den oberen Körperteil. *B* Hervorknospen der Tentakeln um die obere und untere Öffnung, *C* die Tentakeln werden größer, *D* die unteren Tentakeln nähern sich der oberen Mundöffnung und sind in *E* schon fast ganz heraufgerückt; das beide Öffnungen trennende Stück ist nur noch wenig umfangreich und die daraufstehenden Tentakeln sind ziemlich reduziert, *B* 8 Tage, *C* 13, *D* 19, *E* 20 Tage nach der Operation. (Nach Child, 1905.)

eine einheitliche Öffuung hergestellt ist, das Tier trotz der vorher so abweichenden Beschaffenheit seines oralen Endes ein ganz normales Aussehen gewinnt. Wachstums- und Umgestaltungsvorgänge zusammen mit Neubildung von Material und gewissen, nachher noch zu besprechenden Reduktionserscheinungen, haben hier die Wiederherstellung des Ganzen in einer, der normalen Form entsprechenden Ausgestaltung bewirkt.

Diese Wiederherstellung des Ganzen durch Wachstums-, Umgestaltungs- und Neubildungsvorgänge pflegt man jetzt als **Regulationen** zu bezeichnen und hat ihnen in letzter Zeit eine große Aufmerksamkeit gewidmet, wie aus den Arbeiten von Driesch, Morgan, Child u. a. hervorgeht, welche über die mit entsprechender Fragestellung an sehr verschiedenen Tierformen vorgenommenen Versuche berichten.

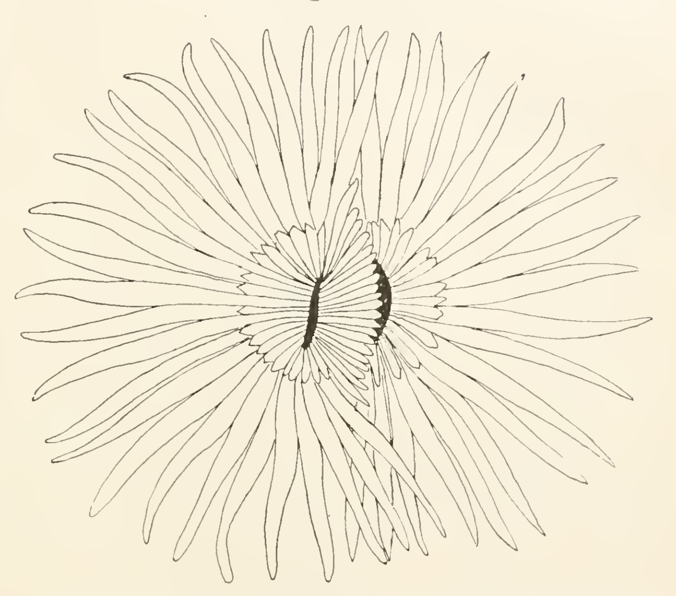


Fig. 55. Die obere und die noch etwas tiefer gelegene, supplementäre Mundscheibe von *Cerianthus, solitarius* von oben gesehen im Stadium von Fig. 54 *D*, 19 Tage nach der Operation (nach Child, 1905).

Die Regulation besteht in der Rückkehr zum physiologischen Gleichgewicht oder doch in der Annäherung zu einer solchen Rückkehr, nachdem dieses Gleichgewicht infolge irgend einer Störung verloren gegangen war. Vielfach wird versucht, durch Umgestaltung des Vorhandenen (Morphallaxis) den Verlust zu ersetzen und das Gleichgewicht wiederherzustellen, doch pflegt dieser im eigentlichen Sinn nicht als „Regeneration“ zu bezeichnende Vorgang für gewöhnlich nicht auszureichen, sondern es kommt eine

Neubildung („Sprossung") von Zellenmaterial hinzu, die von Morgan mit dem Namen der „Epimorphosis" belegt wurde; andere nennen sie wohl auch „Neomorphosis", obgleich diese letztere Bezeichnung auch in anderem Sinn, nämlich für Neubildungen am unrechten Ort verwendet wird.

Die dem Begriff der Regeneration am meisten entsprechenden „Restitutionen oder Wiederherstellungsregulationen" (Driesch), welche mit Neubildung von Material verbunden sind, mußten im vorhergehenden schon wiederholt zur Erläuterung herangezogen werden, doch sei hier nochmals auf das schon mehrfach gebrauchte Beispiel der Planarien zurückgegriffen, um zu zeigen, wie diese Neubildung bei ein und demselben Tier in recht verschiedener Weise verläuft je nach der Art des Eingriffs, dem Umfang der verlorenen Teile und der Körperregion, welcher das regenerierende Teilstück angehört. Ohne besondere Erläuterung kann in dieser Beziehung auf das früher Mitgeteilte und die dort gegebenen Abbildungen (Fig. 53, 27—29 S. 27), sowie auch besonders auf die Figur 56 hingewiesen werden, welche die Neubildung der verloren gegangenen vorderen und hinteren Körperteile in einer für ihre Körpergegend charakteristischen Weise erkennen läßt.

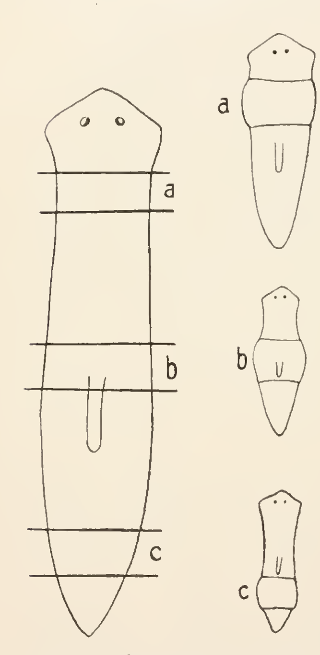


Fig. 56. Eine Planarie und die vorn, in der Mitte und hinten herausgeschnittenen Stücke (*a*, *b*, *c*) in Regeneration (nach Morgan, 1901 und Child, 1906).

In solchen Teilstücken eines Tieres, welche aus sich heraus ein neues Individuum zu bilden vermögen, vollziehen sich jedenfalls regulatorische Transformationen weitgehendster Art und zwar gilt dies sowohl für diejenigen Fälle, bei denen die Umgestaltung des Vorhandenen (die Morphallaxis) vorwiegt, wie für die, bei denen direkte Neubildungen von Zellmaterial in Form von Regenerationsgewebe und Regenerationsknospen stattfinden. Wenn ein verhältnismäßig kleines Teilstück einer Planarie (Fig. 56) oder ein aus ganz

wenigen Segmenten bestehendes Stück eines Regenwurms nach vorn und hinten lange segmentreiche Regenerate zu bilden vermag (Fig. 57), die das Hauptstück an Länge und schließlich auch an Volumen übertreffen, ohne daß eine Nahrungsaufnahme und ein Ersatz von Stoffen von außen her möglich ist, so müssen im Innern weitgehendste Umgestaltungen und Umdifferenzierungen stattfinden, um das Material für jene umfangreichen und mit allen erforderlichen Organen ausgestatteten Regenerate zu schaffen (Fig. 57 C), worauf schon bei Gelegenheit einer früheren Untersuchung (1897 und 1898) hingewiesen wurde.

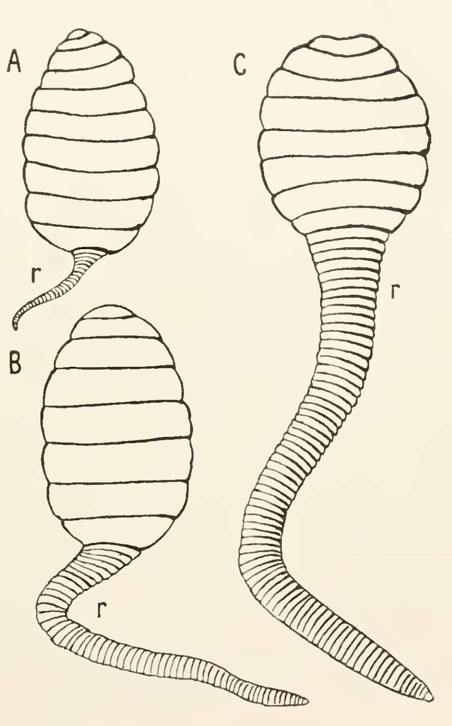


Fig. 57. Stücke aus der vorderen bis mittleren Körperregion eines Regenwurms (*Lumbricus rubellus*). *A* mit noch jungem und zartem, *B* mit stärkerem und größerem, *C* mit starkem und segmentreichem Regenerat (*r*) am Hinterende. Am Vorderende der Teilstücke ist kein Regenerat entstanden (Original).

Noch auffälliger und wohl mit am weitesten gehend sind diejenigen regulatorischen Transformationen, welche sich nach den Beobachtungen von Peebles und Rand am Körper der *Hydra* abspielen und es nicht nur ermöglichen, daß abgetrennte und durch ein kleines Hypostomstück an der Basis verbundene Tentakelgruppen den ganzen Polypen neu bilden, sondern es sogar gestatten, daß unter Umständen ein Tentakel durch allmähliche Vergrößerung und Erweiterung zur Bildung des neuen Körpers herangezogen wird. In diesem Falle ist die „Umdifferenzierung“ der Elemente eine besonders offen zutage liegende und nach der Spezialisierung, welche die betreffenden Teile bereits erlangt hatten, eine gewiß höchst überraschende.

Mit Recht hat man derartige Vorgänge jenen am Pflanzenkörper verglichen, bei denen durch experimentelle Eingriffe gewisse

Strukturveränderungen einzelner Teile hervorgerufen wurden, z. B. das stärkere Ergrünen infolge der Vermehrung des Assimilationsgewebes und das Auftreten neuer Spaltöffnungen am Blattstiel von *Robinia Pseudacacia* nach Entfernen der Fiederblättchen, die Bildung von speichernden Organen an Stellen, wo sie sonst nicht vorkommen und die damit verbundene starke Veränderung im Bau der betr. Teile, wie sie uns vor allem durch die sinn- und erfolgreichen Versuche von Vöchting gezeigt wurden. Diese Versuche gingen zum Teil darauf hinaus, bei knollenbildenden Gewächsen Knollen an solchen Stellen hervorzurufen, an denen sie normalerweise nicht vorkommen, was z. B. durch die Unterdrückung der typischen Stengelknollen bei *Helianthus tuberosus* ausführbar ist, indem atypische Wurzelanschwellungen mit speichernder Funktion gebildet werden. Bei der Kartoffel können durch geeignete Einpflanzung, Verdunkelung des unteren Stengelteils, aber auch, wenn er sich im Licht befindet, an dessen basalen seitlichen Ausläufern Knollen erzeugt werden und sogar an den Laubsprossen ist dies möglich (Fig. 58), wenn die Pflanzen aus solchen Stecklingen gezogen werden, welche zwar Wurzeln, aber infolge des Mangels von Knospen im Boden normalerweise keine Knollen zu bilden vermögen. Fernerhin gelang es Vöchting bei verschiedenen anderen Pflanzen Knollen an solchen Stellen hervorzurufen, an denen sie sonst nicht gebildet werden, z. B. bei *Oxalis crassicaulis*, die ihre Knollen normalerweise unterirdisch an Rhizomen trägt, nach Entfernen des Scheitels und der Achselsproßanlagen der oberirdischen Ausläufer in deren Internodien und sogar an den Blättern, an welchen letzteren auf diese Weise Knollen von ganz ungewöhnlicher und eigenartiger Form erzeugt werden konnten.

Die Übertragung bestimmter Funktionen auf Teile, welche solche Funktionen bisher nicht ausübten, so diejenigen der Stengelknollen auf die Wurzeln bei *Helianthus* oder auf die Blätter bei *Oxalis* wird natürlicherweise nicht nur jene morphologische Veränderungen zur Folge haben, wie sie sich in der Bildung der betr. Anschwellungen und Verdickungen äußern, sondern es finden vor allem auch innere Strukturveränderungen statt. Die Neubildung von Zellen

spielt dabei eine große Rolle und es treten ganz besondere Gewebsformen auf, so daß gewiß starke Umbildungen vorhandenen Zellenmaterials erfolgt sein müssen und zwar anscheinend eines Zellenmaterials, welches schon in anderer Richtung differenziert war.

Eine nachträgliche Veränderung bereits ausgebildeter Organe, also eine wirkliche „Umdifferenzierung“ wurde in einem ganz andersartigen von H. Winkler eingehends beschriebenen Fall beobachtet.



Fig. 58. Kartoffelpflanze mit Knollen an den oberirdischen Stengelteilen, aus einem Steckling gezogen, der aus Mangel an Knospen unter dem Boden keine Knollen bilden konnte (nach Vöchting, 1887).

Ein Blütenköpfchen von *Chrysanthemum frutescens* hatte sich in durchaus normalerweise entwickelt, während aber sonst nach der Befruchtung und im Verlauf der Samenentwicklung die Blüten der Kompositen vertrocknen und abgestoßen werden, blieben Krone und Griffel in dem betr. Fall frisch, ja sie begannen von neuem zu

wachsen und sich unter Ergrünen sowohl hinsichtlich ihrer äußeren Form, wie ihrer inneren Struktur in Laubblätter umzuwandeln.

Derartige Umwandlungen bestimmter Pflanzenteile in andere kommen auch sonst nicht selten vor, erfolgen jedoch gewöhnlich zu einer Zeit, wenn diese Teile noch jung und undifferenziert sind. Freilich kann man unter Umständen auch solche Pflanzenteile, die bereits nach einer bestimmten Richtung differenziert waren, nachträglich in anderer Richtung sich umwandeln sehen. So zeigten die von Klebs in systematischer Weise an *Veronica chamaedris* und anderen Pflanzen angestellten Versuche, daß die bereits deutlich differenzierten Infloreszenzen dieser Pflanzen infolge gewisser Veränderungen ihrer Kulturbedingungen oder unter sonstigen Beeinflussungen eine Metamorphose in Laubtriebe durchmachten. Speziell bei *Veronica chamaedris* verwandeln sich unter dem Einfluß feuchtwarmer Luft und bei verhältnismäßig geringer Belichtung die recht charakteristischen, durch die Art ihres Wachstums, die Verzweigung, die Form, Größe und Stellung ihrer Blätter, sowie durch die Behaarung von den Laubtrieben unterschiedenen Infloreszenzen (Fig. 59) zu solchen um, indem eine langsamere Vergrößerung der Hochblätter stattfindet und diese allmählich die Form der Laubblätter annehmen. Auch in der Stellung der Blätter und in der Behaarung nähert sich der eigentliche Blütenstand mehr dem Laubtrieb und dies ist auch insofern in noch höherem Grade der Fall, als aus den Achseln der Hochblätter Zweige hervorsprossen (Fig. 60). Ganz ähnliche, nicht weniger interessante und lehrreiche Abändeänderungen vermochte Klebs an einer Reihe anderer Pflanzen bei Anwendung geeigneter Kulturbedingungen hervorzurufen und er hat neuerdings die dabei an den einzelnen Teilen, besonders den Blüten stattfindenden Umwandlungen eingehend studiert. Er kommt hierbei auch auf die Blütenanomalien zu sprechen und es soll nicht unerwähnt bleiben, daß nach seiner Auffassung „die meisten, wenn nicht alle Anomalien der Blüten oder der vegetativen Organe, als individuelle Variationen durch den Einfluß der Außenwelt entstehen können“.

Bei den hier in Frage kommenden, an Pflanzen beobachteten Umwandlungen handelt es sich zum Teil zweifellos um Modifikationen



Fig. 59. *Veronica chamaedris.* Normaler Trieb mit zwei blühenden Inflorescenzen, $^5/_6$ natürl. Größe (nach Klebs, 1903).

Fig. 60. *Veronica chamaedris.* Eine Inflorescenz als Steckling (hell und feucht) kultiviert, im Übergang in einen vegetativen Zweig. Die Hochblätter nehmen an Größe zu und in ihren Achseln entstehen Zweige; der erste mit 3 quirlartigen, sitzenden Hochblättern, in deren Achseln noch je ein Blütenknöspchen; der oberste Zweig anfangs mit 3, später mit 2 Blättchen; $^6/_7$ natürl. Größe (nach Klebs, 1903).

solcher Organe, die schon in anderer Richtung differenziert oder ausgebildet waren, wie dies besonders deutlich in dem Verhalten des oben erwähnten *Chrysanthemum* hervortritt; bei ihm erfuhr ein schon völlig differenzierter Teil, der als solcher die ihm zukommende Funktion bereits ausgeübt hatte, erst nachträglich jene Umänderung, die man in diesem wie in jenen anderen Fällen mit Recht als eine Umdifferenzierung von Zellenmaterial wird auffassen dürfen.

Wie schon früher bei Betrachtung der Regenerationserscheinungen an Pflanzen erwähnt wurde, ist bei ihnen immer an die Möglichkeit des Vorhandenseins besonders bildungsfähiger, vielleicht embryonaler Zellenkomplexe zu denken, welche möglicherweise auch solche Umbildungen hervorrufen konnten, wie sie bei den zuletzt erwähnten Vorgängen beschrieben wurden, doch soll davon sogleich noch in etwas anderem Zusammenhang die Rede sein.

Die in Verbindung mit der Regeneration sich vollziehenden Umgestaltungen, besonders diejenigen an regenerierenden Teilstücken tierischer Körper, gehen gewiß zum großen Teil auf Kosten anderer Körperteile und Gewebe vor sich und so sind dann im Verlauf der Regeneration mancherlei

Reduktionsvorgänge

zu beobachten. Die oben erwähnte Erscheinung des Hervorsprossens höchst umfangreicher Regenerate aus verhältnismäßig kleinen Teilstücken (Fig. 56 u. 57 S. 89) wird sich kaum anders erklären lassen, als daß gewissermaßen eine Einschmelzung eines Teils des Vorhandenen und aus diesem Material ein Neuaufbau der verloren gegangenen Partien stattfindet, nicht eine direkte Umdifferenzierung also, sondern verbunden mit einem zwischen beide Zustände sich einschiebenden Reduktionsvorgang.

Reduktionsvorgänge und zwar in Form sogenannter **„regulatorischer Reduktionen“** haben sich direkt beobachten lassen; einer davon wurde bei dem Heraufrücken und Einrücken der supplementären Tentakelkrone in die endständige Lage in Form einer Rückbildung von Tentakeln und zwischenliegenden Partien nach den Be-

obachtungen von Child an *Cerianthus* schon früher erwähnt (Fig. 54 u. 55, S. 86). In diesem Fall wird die Rückkehr zur normalen Gestalt durch einen solchen regulatorischen Reduktionsprozeß befördert oder ermöglicht und derartiges tritt sicher sehr häufig ein. Die hauptsächlich durch Wachstumsvorgänge bewirkten Lageveränderungen ungeeignet orientierter Regenerate und ihre Einstellung in die richtige Lage werden sich gewiß nur unter Zuhilfenahme von mehr oder weniger umfangreichen Reduktionen bewerkstelligen lassen. Der Aufbau eines Regenerats und dessen Einfügung in die ganze Körperorganisation kann es mit sich bringen, daß Zellenmaterial produziert wird, welches später wieder weggeschafft oder zerstört werden muß, wie dies Nusbaum z. B. bei der Schwanzregeneration von Fischen an Hautepithel, Chorda, Muskulatur etc. beobachtete.

Regulatorische Reduktionen lassen sich auf experimentellem Wege hervorrufen und sind besonders aus den Versuchen von Driesch bekannt, der durch Entnahme bestimmter Partien am Körper von Hydroidpolypen eine Störung des Verhältnisses der Teile zu einander bewirkte und daraufhin die Beobachtung machte, daß zugunsten der Neubildungen einzelne Teile, wie Tentakel, ganze Polypen oder Partien des Stammes zur Rückbildung gelangen, um das für die Herstellung des Ganzen nötige Verhältnis zu schaffen. Solche Rückbildungen, außer den schon oben erwähnten von Tentakeln, beobachtete Child auch am übrigen Körper von *Cerianthus*, sie sollen die Ausbildung der neuen Form ermöglichen und E. B. Wilson fand, daß bei aufeinanderfolgenden Regenerationen der Polypen von *Renilla* deren Tentakel ihre Fiederchen verlieren und reduziert werden, indem auch hier die Regeneration auf Kosten anderen Materials erfolgt[16]).

Rückbildungen einzelner Körperpartien während des Verlaufs der Regeneration wurden auch bei den Turbellarien beobachtet, so kann in Teilstücken von Planarien, welche den Pharynx enthalten, dieser zerstört und ein neuer gebildet werden (Bardeen, Child). Nach Bardeens Darstellung ist dieser Vorgang so aufzufassen, daß der für das betreffende regenerierende Teilstück zu große Pharynx durch einen kleineren und daher passenderen Pharynx ersetzt wird, also nach der Auffassung von Driesch einer „destruktiven Resti-

tution“ zum Opfer fällt. Freilich kann auch der neue Pharynx eine nur vorübergehende Bildung sein und später wieder schwinden, wie überhaupt in solchen Planarienteilstücken (bei *Phagocata* z. B.) nach den Beobachtungen von Lillie zuweilen mehrere Schlundköpfe offenbar als abnorme Bildungen gleichzeitig auftreten.

Eine Degeneration solcher Körperteile, die zwar bei der Verletzung des Körpers erhalten blieben, aber von dieser doch irgendwie in Mitleidenschaft gezogen waren, vielleicht weil sie nicht mehr in der richtigen Weise ernährt wurden oder die bei der nunmehr erfolgenden Neubildung der Teile keine rechte Verwendung finden konnten, wird in Verbindung mit Regenerationsvorgängen häufig beobachtet. Hier sei in dieser Beziehung noch ein Fall erwähnt, der wegen seines eigenartigen Verlaufs von besonderem Interesse erscheint; er betrifft einen in neuerer Zeit öfters untersuchten polychäten Anneliden, *Ophryotrocha puerilis*, der an jedem Körperring ein Paar Fußstummel mit Borsten, im Pharynx einen Kieferapparat, Augen am Kopf und fühlerartige Cirrhen an diesem wie am Hinterrande trägt (Fig. 61 *A*). Wird der Wurm verletzt, z. B. durch Wegnahme eines oder mehrerer vorderer Segmente, so können nach den Beobachtungen von Przibram und Czwikilitzer eigentümliche Degenerations erscheinungen auftreten, die am Hinterende mit dem Schwinden der Cirrhen des Endsegments beginnen, sich auf die vorhergehenden Segmente übertragen und hier zur Rückbildung der Fußstummel und Borsten führen (Fig. 62 *A* u. *B*). Aber auch am Vorderkörper treten Degenerationen ein, die schließlich zum Schwinden aller Differenzierungen der äußeren und inneren Organisation des Körpers

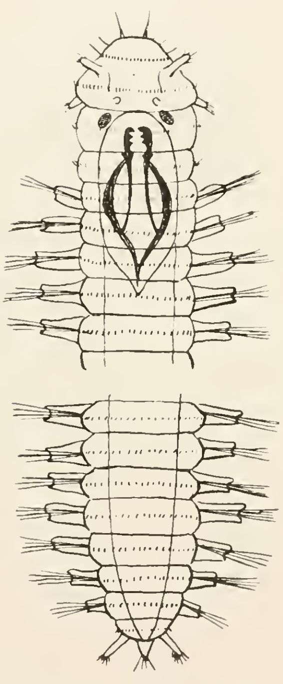


Fig. 61. Vorder- und Hinterende von *Ophryotrocha puerilis*; der mittlere Körperabschnitt ist weggelassen. Am Kopf die Cirrhen und Augen, dahinter der Pharynx mit dem Kieferapparat, seitlich die Fußstummel mit den Borstenbüscheln, am Analsegment die hinteren Cirrhen (nach Czwikilitzer, 1905).

führen und diesen am Ende nur noch als ein schlauch- oder sackförmiges Gebilde erscheinen lassen, das zwar in diesem Zustande noch tagelang lebt, aber doch schließlich zugrunde geht. Letzteres ist jedoch nicht immer der Fall, sondern es kann (nach Verlust eines vorderen Segments) die Degeneration zwar einen gewissen Grad erreichen, z. B. bis zur Rückbildung der Cirrhen und Parapodien der einen und teilweise auch der anderen Seite fortschreiten, dann aber kann der Rückbildungsprozeß zum Stillstand kommen und etwa eine Woche nach der Operation kann eine „Auffrischung" einsetzen, die zur allmählichen Neubildung aller der durch Degeneration rückgebildeten Teile und somit also zu einer Wiederherstellung der Körperorganisation führt (Czwikilitzer). Es sind dies Vorgänge ähnlich denen, wie sie uns durch die interessanten und wichtigen Versuche von Driesch an Ascidien bekannt geworden sind.

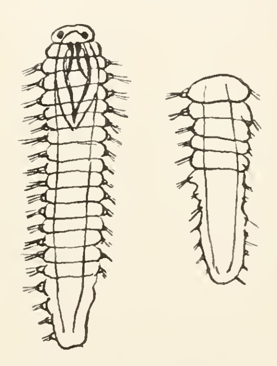


Fig. 62. *Ophryotrocha puerilis*, nach Verletzung in Degeneration befindliche Tiere; die Fußstummel und Borsten besonders auf der rechten Seite in Rückbildung begriffen, die Segmentierung teilweise (*A*) oder größtenteils (*B*) wie die übrige Körperorganisation zurückgebildet (nach Czwikilitzer, 1905).

Am Ascidienkörper finden bei der Regeneration ganz besonders weitgehende Reduktionen statt, welche Driesch bei *Clavellina* eingehend studierte. Seine Beobachtungen knüpfen an die bereits früher (S. 72) erwähnten Untersuchungen über die Neubildung der einzelnen Teile des Ascidienkörpers an, wenn dessen Kiemenkorb künstlich entfernt wurde. Bei den hier interessierenden Versuchen erfolgte die Regeneration von dem abgelösten Kiemenkorb aus. Gehört er einer ausgewachsene Ascidie an, so geschieht der Ersatz der verlorenen Teile auf „echt regenerativem" Wege, d. h. durch Neubildung von Zellenmaterial mittelst einer Regenerationsknospe am unteren Ende des Kiemenkorbs. Auch an dem von einem mittelgroßen Tier stammenden Kiemenkorb kann sich eine solche Regenerationsknospe bilden, aber dieser Ansatz zu einer „echt regenerativen" Ergänzung des Verlorenen wird nicht fortgeführt; es scheint, als ob eine solche Art des Ersatzes nicht mehr möglich sei, sondern nunmehr treten Reduktionsvor-

gänge ein, indem die einzelnen Organe undeutlich werden und zu schwinden scheinen. Eine förmliche Einschmelzung der gesamten Organisation des Kiemenkorbs erfolgt besonders dann, wenn dieser einer kleinen *Clavellina* angehörte. In diesem letzteren Falle kommt es überhaupt nicht erst zur Bildung einer Regenerationsknospe, sondern nach der Operation beginnen schon bald jene Rückbildungsvorgänge am Kiemenkorb, welche diesen so weit umgestalten, daß schließlich nur noch ein weißer Klumpen vorhanden ist, an dem sich keinerlei Organisation mehr erkennen läßt und aus welchem sich dann die neuen Organe ganz allmählich herausbilden, bis die Ascidie wieder hergestellt ist. Bei diesem eigenartigen Verhalten der *Clavellina* geht also die Restitution durch Destruktion ganz ungemein weit und führt zu einer Art Verjüngung und Umarbeitung des gesamten Materials, welche dann eine völlige Neubildung des Organismus aus dieser anscheinend formlosen Masse zur Folge hat.

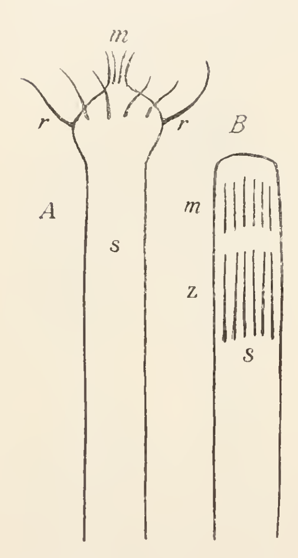


Fig 63. *A Tubularia* mit Randtentakeln (*r*), Mundtentakeln (*m*) und Streckzone (*S*), die später durch Streckung den Hydranthen aus der Perisarkröhre drängt; *B* neuer Hydranth in der Anlage, Mnndtentakel (*m*), Randtentakel (*z*) und Streckzone (*s*) am Stamm (schematisch nach H. Driesch, 1897).

Die Wiederherstellung der Form wird hier von dem gleichen morphologischen Ausgangspunkt auf recht verschiedene Weise erreicht. Für dieses von Driesch als „äquifinale Regulation" bezeichnete und schon früher (S. 71) durch einige Beispiele erläuterte Verhalten wurde von ihm besonders auch dasjenige der ebenfalls mit Reduktionsvorgängen verbundenen Köpfchenregeneration bei *Tubularia* herangezogen. Im betreff dieses Vorgangs wurde bereits vor kurzem (S. 85) hervorgehoben, daß die Hydranthen durch Umbildung von Zellenmaterial des Stammes zustande kommen können. Wenn nun von ihren beiden im Stamm eben angelegten Tentakelkränzen (Fig. 63 *B*) der distale wieder entfernt wird, so hilft sie sich nach Drieschs Beobachtung „auf drei verschiedenen Wegen: entweder sie macht fertig, was man ihr beließ, streckt es heraus und regeneriert in echter Weise sprossend

das Fehlende, oder sie bildet alles Belassene durch Entdifferenzierung zurück und legt alles neu in einer für die neuen Umstände passenden Weise an, oder endlich, sie bildet in der ihr belassenen proximalen Tentakelkranzanlage ein Mittelstück zurück und macht so aus einem Anlagering deren zwei“.

Nachdem die mit der Regeneration in Verbindung stehenden Reduktionsvorgänge zu einer kurzen Erörterung anderer Art geführt hatten, muß noch einiges auf sie bezügliche, speziell auch im Hinblick auf das Verhalten der Ascidien, mitgeteilt werden. An ihnen sind organisatorische Destruktions- und Restitutionsvorgänge von Driesch auch unter anderen Verhältnissen beobachtet worden, nämlich dann, wenn er *Clavellina lepadiformis* in Aquarien mit nicht zirkulierendem Seewasser hielt. Ihr Kiemenkorb und Eingeweidesack erfuhren dann ganz ähnliche Rückbildungen, wie sie vorher beschrieben wurden und aus der anscheinend ganz desorganisierten Masse bildete sich im Verlauf einiger Wochen wieder eine neue Ascidie heraus, die dann unter Umständen einen nochmaligen Reduktionsprozeß und eine abermalige „Auffrischung“ durchmachte.

Driesch hat seine Erfahrungen über die Reduktion und Neubildung der ganzen Organisation des Ascidienkörpers für die Annahme einer Umkehr der Lebensvorgänge verwertet und E. Schultz, welcher eingehende Studien über die Einwirkung längeren Hungerns auf Planarien und Hydren machte, fand, daß bei dem Kampf der Teile im Organismus, welcher (im Sinne Rouxs) mit den dabei ebenfalls stattfindenden Rückbildungsvorgängen verbunden ist, ein Überleben des Jüngsten, Embryonalsten festzustellen ist. So würde der Hunger gewissermaßen zu einer Verjüngung des Organismus führen, indem die älteren Zellen zerstört werden und nur die jüngsten, widerstandsfähigen Zellen bei eintretenden günstigeren Bedingungen den Verlust der alten Zellen ersetzen. Im Sinne der „Umkehr des Lebensprozesses“ würde es dann sein, daß nach den Beobachtungen von E. Schultz gewisse Organe „bei ihrer Entdifferenzierung denselben Weg rückwärts zur Anlage machen, den sie bei der Regeneration und wahrscheinlich auch bei ihrer Embryonalentwicklung durchliefen“. Solche Rückdifferenzierungen

waren auch schon früher, so von J. Löb an *Campanularia* beobachtet worden, deren Köpfchen sich rückschreitend zu Teilen des Stammgewebes (Cönosarks) umbilden. Zu vergleichen wäre vielleicht auch die von Graf an Seeigeleiern unter abnormen Bedingungen beobachtete rückschreitende Furchung. Fast scheint es, als ob bei manchen Tierformen und unter bestimmten Umständen die einzelnen Zellen, Organe, Organkomplexe und endlich die ganzen Tiere (so wenigstens bei *Hydra*) auf einen gewissermaßen embryonalen Zustand zurückzukehren vermöchten.

Die Frage, ob es sich bei den oft außerordentlich weitgehenden Reduktionsvorgängen um eine „Entdifferenzierung" und nachherige Umbildung der Zellen zu solchen von andersartigem Charakter oder um eine Entwicklung embryonaler Zellenkomplexe handelt, die im Verborgenen vorhanden waren und nun auf Kosten des reduzierten Zellenmaterials zur Entwicklung gelangen, dürfte schwer zu entscheiden sein. Auch hier liegt es wieder nahe, vergleichsweise einen Blick auf die bei den Pflanzen obwaltenden Verhältnisse zu werfen. Daß die bei ihnen vorkommenden und vorher für einige Fälle beschriebenen morphologischen und physiologischen Umwandlungen ganzer Organe und Organkomplexe mit Reduktionen verbunden sein müssen, dürfte kaum zweifelhaft sein und in der Tat konnte Vöchting bei seinen Versuchen über die andersartige Verwendung bestimmter Pflanzenteile die Zerstörung oder Ausschaltung einzelner Gewebspartien feststellen. Übrigens liegen die Verhältnisse am Pflanzenkörper insofern weit günstiger, als nicht nur allenthalben bildungsfähige (vielleicht embryonal gebliebene) Zellen und Zellenkomplexe vorhanden sein können, sondern außerdem die „Spezietät" der Zellen eine geringere als bei den meisten Tieren zu sein pflegt und offenbar die Rückkehr zu einem indifferenten Zustand, sowie die Umbildung in andersartige Zellen viel leichter durchführbar erscheint. Immer wieder wird von den älteren und neueren Autoren auf botanischem Gebiet die große Regenerationsfähigkeit und „Äquipotentialität" der Zellen betont. „In jedem größeren oder kleineren Komplex lebendiger Zellen, zuletzt in jeder Zelle, sind die inneren Bedingungen vorhanden, unter denen sich unter geeigneten äußeren Faktoren das Ganze aufbauen kann", sagt

Vöchting (1904) und auch Goebel legt in seinen neuen Schriften über Regeneration (1902 u. 1905) ein großes Gewicht auf diese Äquipotentialität der Pflanzenzellen, hebt aber gleichzeitig hervor, daß gewisse Zellen infolge der Anpassung an bestimmte Leistungen die Regenerationsfähigkeit verlieren.

Zur Erläuterung der Umbildungsfähigkeit einzelner bereits differenzierter pflanzlicher Zellen und zum Vergleich mit den von verschiedenen Tierformen erwähnten Um- und Rückbildungsvorgängen sei nochmals die schon vorher (S. 4) in anderer Beziehung betrachtete Sproßbildung an den Blättern von *Torenia, Begonia* und *Drosera* herangezogen. Ohne daß vom Meristemzustand des Blattes her noch embryonale Zellengruppen oder ruhende Knospen vorhanden waren, entstehen (nach der von H. Winkler gegebenen Darstellung des Vorgangs) die Sprosse an beliebigen Stellen der Blattspreite aus normal differenzierten Epidermiszellen, indem diese sich zu vier oder fünf zur Bildung eines Vegetationspunktes zusammenlegen oder aber eine einzige Zelle sich nach Art eines Furchungsprozesses mehrmals teilt, ohne dabei zunächst an Umfang zuzunehmen. In späteren Stadien ihrer Ausbildung beginnen sich dann die Sproßanlagen als flachgewölbte Protuberanzen über die Oberfläche der Blattspreite zu erheben, um sodann ihre weitere Entwicklung zu den blattbürtigen Sprossen durchzumachen (Fig. 1 u. 2 S. 5 u. Fig. 103 S. 158). Durch dieses Verhalten wird somit die Umbildungsfähigkeit bereits differenzierter Zellen in besonders schlagender Weise erwiesen[16]).

Die Möglichkeiten, mit denen der Organismus den Verletzungen seiner Körperteile begegnen und die angerichteten Schäden ersetzen kann, sind sehr verschiedener Art, wie man aus dem bisher mitgeteilten ersieht, doch ist die Zahl dieser Möglichkeiten damit noch nicht erschöpft.

Eine besondere Art des Ersatzes, welche den Namen

Kompensatorische Regulation

erhalten hat, besteht darin, daß der Verlust eines Körperteils die stärkere Ausbildung eines anderen zur Folge hat. Beispiele dafür

sind leicht bei den Pflanzen zu finden und einige der soeben besprochenen Fälle erläutern dieses Verhalten, wie z. B. das Auftreten von Sprossen, Knollen und anderen Organen, wenn diese an den normalerweise dafür bestimmten Stellen entfernt oder an der Ausbildung verhindert wurden. Noch deutlicher erscheint die Kompensation bei dem früher erwähnten Aufrichten eines Seitensprosses zum Hauptsproß, wenn der letztere am Koniferenstamm verloren ging oder bei der von Zeleny studierten Regulation der Blattstellung an den mehrteiligen Blättern der Lupine oder des Klees. Nach frühzeitiger Entfernung eines Blattfingers wird die Stellung der übrigen bei der Ausgestaltung des Blattes so reguliert, daß sie der normalen möglichst gleichkommt.

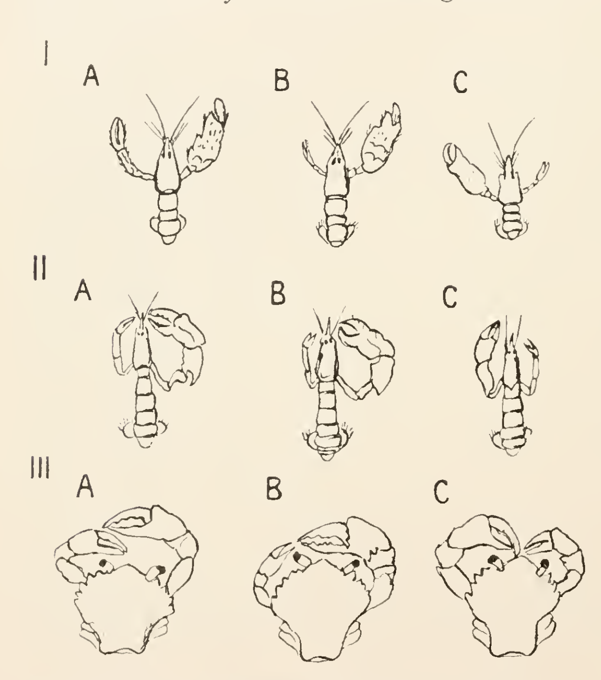


Fig. 64. I *Alpheus*, II *Calianassa*, III *Portunus*. *A* normale Scherenasymmetrie, *B* Restitution der linken kleinen Schere, *C* Scherenaustausch (nach Przibram, 1906).

Handelt es sich um Organe, die in der Zweizahl vorhanden sind und von denen eines nach Entfernung des anderen sich stärker entwickelt, wie es bei den Kotyledonen von *Streptocarpus* und *Monophyllea* (nach Pischinger) der Fall ist, so erinnert dieses Verhalten an dasjenige der bilateral symmetrischen Tiere, bei welchen der Verlust eines Körperteils zu stärkerer Ausbildung des entsprechenden Teils der anderen Körperseite führen kann.

Bekannte und lehrreiche Beispiele hierfür bieten die von Przibram entdeckten und von anderen Forschern (Wilson, Morgan, Zeleny) bestätigten höchst eigenartigen Beziehungen der beiderseitigen

Scheren bei gewissen höheren Krebsen, die durch eine eigenartige Asymmetrie der Scheren ausgezeichnet sind. Sowohl bei langschwänzigen Krebsen (*Alpheus*, *Calianassa*), wie bei Krabben (*Portunus*) kann die Schere der einen Seite stärker und zwar bei manchen Formen ungleich viel stärker als die andere entwickelt sein (Fig. 64 *A*) Wird die größere, die sog. Schnalzschere, entfernt, so wächst an ihrer Stelle eine kleinere, sog. Zwickschere, nach, während die von der Operation gar nicht betroffene kleine Zwickschere der Gegenseite sich im Lauf weiterer Häutungen zu einer großen Schnalzschere umgestaltet (Fig. 64 *C*) und somit diejenige der anderen Seite ersetzt. — Eine Entfernung der Zwickschere allein hat nur den Ersatz einer kleinen Schere zur Folge (Fig. 64 *B*).

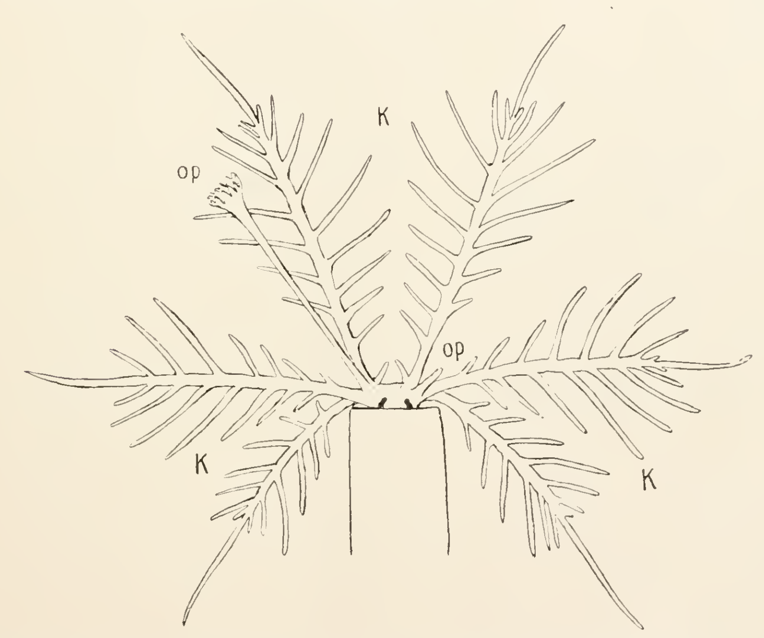


Fig. 65. *Hydroides dianthus.* Kopf mit Kiemen (*K*), funktionierendem (links) und rudimentärem Operculum (*op*) (rechts) in jugendlichem Zustand (nach Zeleny, 1905).

Die stärkere Ausbildung eines Organs bei Verlust desjenigen der Gegenseite erläutern ebenfalls in sehr instruktiver Weise die Versuche von Zeleny an *Hydroides dianthus* und anderen Röhrenwürmern, die im Besitz gewisser ungleich ausgebildeter Organe sind, welche sich leicht entfernen lassen. Der erstgenannte Annelid

trägt wie andere Serpuliden an seiner aus der Kalkröhre hervorragenden Kiemenkrone ein rudimentäres und ein gut ausgebildetes Operculum, welches beim Zurückziehen des Wurmes die Röhre deckelartig schließt (Fig. 65 u. 66 *op*.). Wenn dieses gestielte, am Ende trichterartig verbreiterte Organ, welches seine Entstehung gewiß der Modifikation eines Kiemenfadens verdankt, am Stiel abgeschnitten wird, so erfolgt keine Regeneration und am Stumpf tritt nur eine leichte knöpfchenartige Anschwellung auf; dagegen beginnt das kurze rudimentäre Operculum der anderen Seite alsbald sich zu entwickeln und wächst zur Größe des funktionierenden Operculums heran. Es scheint leichter zu sein, das bereits in der Anlage vorhandene Organ zur weiteren Ausbildung zu bringen, als das verloren gegangene direkt zu ersetzen und der Ausgleich wird also ähnlich wie bei dem Scherenersatz der Krebse auf diese Weise vollzogen; das funktionelle Gleichgewicht ist dann wieder hergestellt[17]).

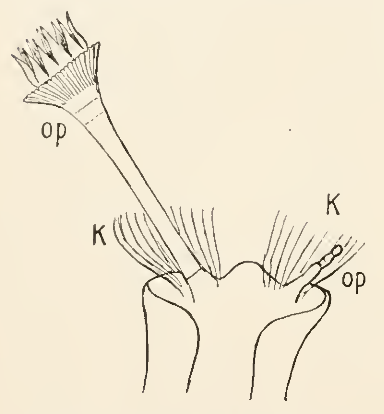


Fig. 66. *Hydroides dyanthus*, links funktionierendes, rechts rudimentäres Operculum (*op*); die Kiemen (*K*) sind nur angedeutet (nach Zeleny, 1905).

Durch Ersatz der verlorenen Teile die Wiederherstellung des Gleichgewichts zu erreichen, dahin geht das Bestreben; die Methoden, welche dazu führen, sind recht verschiedener Natur und die zuletzt besprochenen Fälle beanspruchen insofern besonderes Interesse, weil sie in der kompensatorischen Regulation einen anderen Weg zur Erreichung dieses Zieles zeigen. Abermals etwas andersartig erscheint der Weg dann, wenn die Kompensation nicht mit Gestaltsveränderungen des betr. Teils verbunden ist, sondern nur auf dessen Wachstum und also wohl hauptsächlich auf Vermehrung und Vergrößerung der Zellen beruht, welche Erscheinung man als **kompensatorische Hypertrophie** zu bezeichnen pflegt. Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß beide Erscheinungen in einander übergehen und die oben erwähnte Vergrößerung des kleinen Keimblattes von *Streptocarpus* nach Entfernung des anderen, größeren könnte wohl auch als kompen-

satorische Hypertrophie bezeichnet werden. Eines der bekanntesten Beispiele für diese ist die Vergrößerung der Mammae bei erwachsenen Kaninchen, wenn die Milchdrüsen der anderen Seite entfernt wurden. Derartige kompensatorische Hypertrophien sind aus den Versuchen von Ribbert und anderen Forschern für verschiedene Organe (Muskeln, Speicheldrüsen, Leber, Niere, Hoden) des Wirbeltierkörpers festgestellt worden.

Ehe wir die Frage nach den Ursachen der zuletzt und vorher besprochenen Erscheinungen aufwerfen, ist noch eine andere Frage zu behandeln, die sich schon mehrmals aufgedrängt haben dürfte, nämlich die nach den Beziehungen des Regenerats zu dem regenerierenden Organismus im Hinblick auf die

Polarität

des Körpers.

Bei Protozoen wie bei Metazoen ließ sich ziemlich übereinstimmend feststellen, daß sie beim Verlust eines Vorder- oder Hinterendes wieder ein Vorder- oder Hinterende in einer der früheren ungefähr entsprechenden Ausbildung regenerieren und auch wenn eine Regeneration an den Seitenteilen erfolgt, entsprechen die neu gebildeten Teile ungefähr den verloren gegangenen[18].

Die an einzelligen Tieren angestellten Versuche beanspruchen nach dieser Richtung besonderes Interesse. Schon Gruber konnte bei seinen Versuchen an *Stentor* beobachten, daß ein aus der Mitte des Körpers herausgeschnittenes Stück nach vorn hin das Peristomfeld und an der nach hinten gerichteten Schnittfläche das neue Hinterende bildet (Fig. 18 S. 28), Erklären läßt sich dieses Verhalten vielleicht daraus, daß dem Cytoplasma jenes einzelligen Tieres, wie auch anderer Zellen, eine bestimmt geregelte Struktur eigen ist, vermöge deren die Neubildungen, d. h. die Anlagerung neuer Teile und deren weitere Ausbildung eben nur in einer Weise vor sich gehen können, welche der Gestaltung der früher vorhanden gewesenen Teile und somit derjenigen des ganzen Körpers entspricht. In gewisser, wenn auch nicht

so weit gehender Weise würde dies den Anschauungen derjenigen Autoren, wie E. van Beneden und besonders M. Heidenhain, entsprechen, die auf Grund der bei der Zellteilung zu beobachtenden, sehr regelmäßig verlaufenden Strukturänderungen eine zeitweise sehr deutlich hervortretende Architektonik des Zellplasmas annehmen. Wenn eine solche vorhanden wäre, könnte sie auf zwei Pole eingestellt sein, und manche Erscheinungen sprechen für eine solche Annahme. Abgesehen von den schon erwähnten Einzelligen (Infusorien, Gregarinen etc.) erscheinen die Gewebszellen der Metazoen häufig polar differenziert, indem sie, wie besonders die Epithelzellen, eine freie, sowie eine dieser entgegengesetzte Fläche zeigen, mit welcher sie der Unterlage aufsitzen. Dementsprechend können die Zellen dann durch eine differente Struktur an beiden Polen, so durch das Auftreten von Flimmerhaaren, Sinneshaaren, Stäbchen, cuticularen Bildungen am freien Pol, durch die Verbindung mit Muskelfasern oder Nerven am basalen Pol, ausgezeichnet sein. Auch zeigt der Kern häufig eine exzentrische Lagerung und erscheint bei bestimmten Zellen in konstanter Weise dem einen oder dem anderen Pol genähert, wie auch die Centrosomen derartige, anscheinend gesetzmäßige Lagebeziehungen aufweisen können. Bei den Geschlechtszellen, sowohl Eiern wie Spermatozoen, ist die polare Gestaltung eine bekannte Erscheinung und bei den ersteren spricht man hinsichtlich ihrer Struktur, Verteilung der Nährsubstanz, Lage des Kerns und Beziehung zur Embryonalentwicklung direkt von einem animalen und vegetativen Pol.

Auf die Polarität der Gewebszellen ist von seiten der Botaniker ein besonders großes Gewicht gelegt worden und Vöchting gelangte auf Grund seiner bekannten Untersuchungen über Organbildung und Transplantation an sehr verschiedenen Pflanzen zu der Überzeugung, daß die Polarität eine allgemeine Struktureigentümlichkeit der lebendigen Gewebe, zuletzt der Zellen ist. Nach seiner Auffassung besitzen die Zellen der Stengel und Wurzeln ein verschiedenes Oben und Unten, ein verschiedenes Vorn und Hinten und damit eine rechte und linke Hälfte. Goebel, welcher dem Einfluß der Stoffwanderung im Pflanzenkörper eine große Bedeutung zuschreibt, stellt sich die Polarisierung der Zelle (unter Annahme eines Stofftransports durch

zirkulierende Protoplasmaströmungen) so vor, daß für die Sproßbildung geeignetes Material nach dem apikalen, mehr für die Wurzelbildung geeignetes nach dem basalen Teil der Zelle geschafft wird und diese dadurch „polarisiert“ erscheint. Den Protoplasmakörper der Zelle aber denkt er sich so beschaffen, daß die Stoffwanderung nur jeweils in einer bestimmten Richtung vor sich geht, welche durch die Lage der Zelle bestimmt wird.

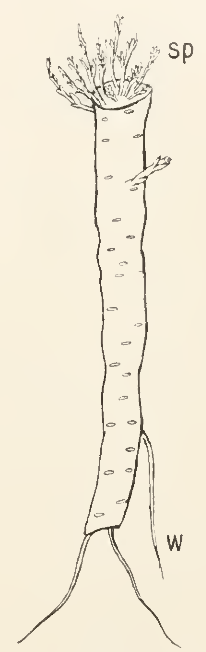


Fig. 67. Stück einer Wurzel von *Populus dilatata*, mit dem Sproßpol nach oben, mit der Wurzelspitze nach unten gerichtet (in normaler Stellung). An dem, die obere Schnittfläche bedeckenden Callus entstehen Sprosse, am unteren Ende Wurzeln (*w*) (nach Vöchting, 1878).

Durch diese Vorstellungen von der Polarität der pflanzlichen Zellen versuchte man sich diejenige des ganzen Pflanzenkörpers zu erklären, welcher sie in sehr ausgesprochener Weise zur Schau trägt. In normaler Stellung eingepflanzte Stecklinge der verschiedenartigsten niederen und höheren Pflanzen, die irgend einem dafür geeignetem Teile des Körpers entnommen wurden und denen obere wie untere Partien fehlen, bringen nach oben, d. h. am apikalen Pol, Sprosse und nach unten hin, d. h. am basalen Pol, Wurzeln zur Entwicklung (Fig. 67). Um festzustellen, ob diese Regel immer und ausschließlich Geltung hat, wurde im Lauf der Zeit eine große Anzahl von Versuchen an recht verschiedenartigen Objekten unternommen. Nach diesen besonders von Vöchting in systematischer Weise angestellten, aber schon lange vor ihm, so bereits im 18. Jahrhundert von Duhamel unternommenen und von einer Reihe anderer Botaniker (Kny, Strasburger, Goebel, Berthold, Noll, Winkler, Klebs, Janse, Tobler u. a.) fortgesetzten Versuchen schien es, als ob sich bei gewissen Pflanzen und unter bestimmten Umständen eine **Umkehrung der Polarität** erzielen ließe. Das beliebteste, schon von Duhamel gewählte und besonders von Vöchtings Versuchen her bekannte Objekt ist der abgeschnittene und umgekehrt, d. h. mit dem Sproßpol in die Erde gesteckte Weidenzweig, der am apikalen (jetzt

unteren) Pol Wurzeln und am basalen (jetzt freien, oberen) Pol Sprosse treibt (Fig. 68 *A*). Solche in umgekehrter Stellung eingepflanzte Zweige ließen sich nach den Beobachtungen von Vöchting und Berthold

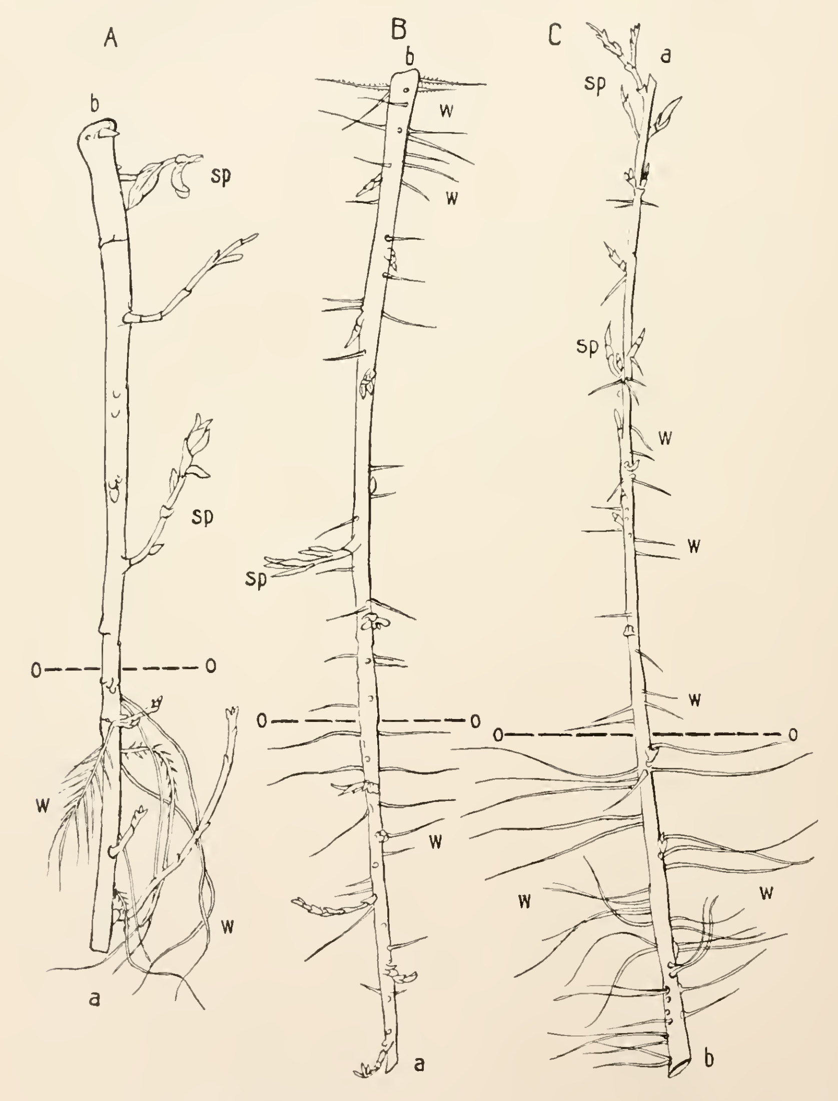


Fig. 68. *A Salix pentandra*, ein am Scheitelende seines Korks beraubter, umgekehrt (mit dem apikalen Pol nach unten) in Wasser aufgestellter Zweig, der im Wasser Wurzeln (*w*) entwickelt; *B* und *C Salix alba vitellina pendula*, *B* ebenso umgekehrt in Wasser aufgestellt und im dampfgestättigten Raum gehalten, Wurzeln am apikalen und basalen Pol, *C* Zweig aufrecht in Wasser gestellt (in normaler Richtung), Wurzeln am basalen Pol. *a* apikaler, *b* basaler Pol, *o* (punktierte Linie) bedeutet die Oberfläche des Wassers, *sp* Sprosse, *w* Wurzeln. (nach Vöchting, 1906).

mehrere Jahre (die von Weidenarten fünf Jahre und länger, solche vom Epheu und wilden Wein nach Kny fünf Jahre) am Leben und sproßtreibend erhalten. Klebs, der diese Versuche an einer dafür besonders geeigneten Weide *(Salix alba vitellina pendula)* neuerdings mit sehr gutem Erfolg ausführte, findet es auf Grund seiner Wahrnehmungen, nach denen sich die Polarität so sicher und leicht beseitigen ließ, im hohen Grade wahrscheinlich, daß jede Polarität umkehrbar ist und ebenso die sog. Verticibasilität, d. h. der von Vöchting besonders stark betonte Gegensatz zwischen Spitze und Basis. Vöchting selbst freilich kann sich mit dieser Auffassung nicht einverstanden erklären und indem er die Ergebnisse neuerer Untersuchungen mitteilt, die z. T. an dem von Klebs gewählten Objekt ausgeführt wurden, weist er darauf hin, daß die Wurzelbildung am Scheitelpol (Fig. 68 *A* u. *B*) auf die in dessen Nähe vorhandenen Wurzelanlagen zurückzuführen sei, daß aber umgekehrt eingepflanzte Zweige oder sonstige Stecklinge, wenn sie sich auch anfangs gut zu entwickeln scheinen, doch erfahrungsgemäß schließlich früher oder später zugrunde gehen. Infolge der durch die Umkehrung bewirkten anormalen Stellung von Wurzeln und Sprossen sind die polaren Verhältnisse in den Elementen der Gewebe des Körpers völlig gestört worden. Durch eigenartige Umlagerungen und Gewebswucherungen sucht die Pflanze die Störung wieder auszugleichen, die Sproß- und Wurzelpole der Zellen in die natürliche Stellung und in den natürlichen Anschluß zu bringen. Gelingt ihr dies, wenn auch nur teilweise, so bleibt sie erhalten; gelingt es ihr nicht, so stirbt sie ab. „In Wirklichkeit bleibt die Polarität bei diesen und ähnlichen Versuchen unverändert.“ Durch diese Darstellung und besonders in dem letzten Satz präzisiert Vöchting (1906) seine Stellungnahme gegenüber dieser Frage in sehr entschiedener Weise. Ebensowenig kann Goebel (1905) in allen diesen Versuchen „eine Umstimmung der Polarität, sondern nur den Ausdruck der Tatsache sehen, daß die Äußerung der Polarität zeitweilig unterdrückt sein kann“ und auch Berthold (1904) ist der Meinung, daß eine Aufhebung oder Umkehrung der Polarität bisher noch in keinem Falle bei höheren Pflanzen gelungen ist.

Der Nachdruck dürfte dabei auf die „höheren Pflanzen“ zu legen sein, denn auf diese beziehen sich vor allem die im vorstehenden kurz zusammengefaßten Wahrnehmungen und Versuchsergebnisse. Es wäre denkbar und scheint so, als ob die Verhältnisse bei niederen Pflanzen doch anders lägen. Diese Annahme gründet sich vor allem auf die bekannten Versuche von Noll und Winkler an *Bryopsis*, einer zu den Siphoneen gehörigen Grünalge, die zwar aus einem einzigen vielkernigen Protoplasmaschlauch besteht, aber dennoch Wurzeln, einen Stengel und eine aus zwei Fiederreihen gebildete Krone erkennen läßt (Fig. 69 I). Wurde das Pflänzchen mit der letzteren, also umgekehrt in den Grund versenkt, so wuchsen aus dem normaler Weise zur Bildung der Fiederblättchen bestimmten Gipfelsproß Wurzeln hervor und auch die Fiederblättchen verhielten sich abweichend, indem sie zum Teil ebenfalls Wurzeln nach unten schickten, zum Teil aber Sprosse nach oben trieben (Fig. 69 II), welche später neue Stengel mit Fiederblättchen lieferten. In diesem Verhalten schien sich eine zweifellose Umkehrung der Polarität auszusprechen und man suchte sich diese damit zu erklären, daß bei den niederen, einfacher gebauten pflanzlichen Organismen gewissermaßen noch labilere Zustände bestehen und äußere Kräfte auf ihre Struktur richtend einzuwirken vermögen (Vöchting 1906), „Hinsichtlich der Polarität besteht (nach Tobler) ein Unterschied zwischen höheren und niederen Organismen. Er beruht offenbar auf der Gewebs-

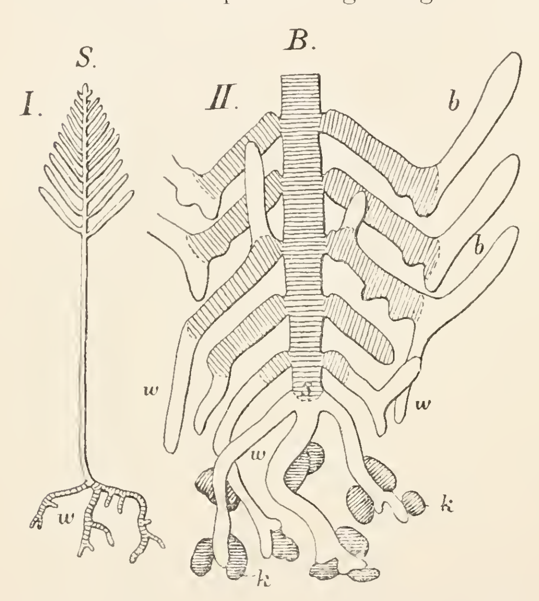


Fig. 69. *Bryopsis mucosa*. I. Aufrecht gewachsenes Pflänzchen. II. Spitze eines umgekehrten Pflänzchens, das von der Stammspitze (*s*) und von den unteren Fiedern Wurzeln (*w*) aussendet, von den oberen Fiedern dagegen Sprosse (*b*). Die alten Teile sind schraffiert, die neuen unschraffiert (nach F. Noll aus O. Hertwigs Allg. Biologie 1906).

differenzierung und geht Hand in Hand mit der gesteigerten Arbeitsteilung in der Pflanze". Gewisse einfach strukturierte Algen, wie *Spirogyra* z. B., dürften überhaupt keine bestimmte Polarität besitzen. An der von ihm untersuchten *Polysiphonia* und anderen Algen konnte Tobler (1906) eine Verticibasilität und damit eine polare Differenzierung feststellen. Für eine solche tritt auch Janse (1906) auf Grund seiner Beobachtungen an Algen und speziell an *Caulerpa prolifera* ein, wenn auch freilich nach ihm bei dieser Siphonee die Polarität einseitig ausgebildet ist, indem nur ein basaler Pol vorhanden ist und der apikale Pol fehlt, diese Alge somit als unipolar zu bezeichnen wäre. Mit ihr hat Janse ähnliche Umkehrungsversuche angestellt, wie sie mit *Bryopsis* vorgenommen wurden, doch waren die Ergebnisse abweichende von denen bei dieser verhältnismäßig nahestehenden Form oder fanden jedenfalls eine ganz andere Erklärung.

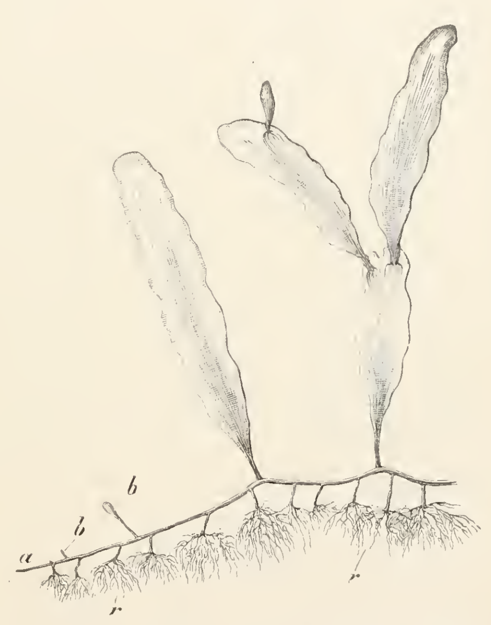


Fig. 70. *Caulerpa prolifera* mit zwei Thallusblättern, wovon sich das eine in Proliferation befindet. Nach unten vom Stengel die Rhizoide (*r*); *a* die fortwachsende Spitze der Thallusachse, *bb* junge Thalluslappen (aus Strasburgers Lehrbuch der Botanik).

Es sei vorausgeschickt, daß *Caulerpa prolifera* wie andere „Schlauchalgen" im wesentlichen einen, von fester Membran umgebenen, protoplasmahaltigen, vielkernigen und mehr oder weniger reich gegliederten Schlauch darstellt, der aus einer kriechenden, stengelartigen Hauptachse, sowie streckenweise davon nach unten ausgehenden Rhizoiden und nach oben abzweigenden, blattartigen Thalluslappen besteht, welche letzteren proliferierend sein, d. h. sekundäre Lappen tragen können (Fig. 70). Es kommen auch kleinere, aus wenigen oder einzelnen Thalluslappen mit Blattstiel und Rhizoiden

am basalen Ende bestehende Pflänzchen vor (Fig. 71 *A*). Wird eine solche vollständige, unverwundete Pflanze mit der Blattspitze, also umgekehrt in den Schlamm eingegraben, so treten keine besonderen Neubildungen auf und der Umkehrungsversuch ist von keinem Erfolg begleitet. Anders jedoch, wenn abgeschnittene, also verwundete Blätter zu dem Versuch verwendet werden; dann pflegen alsbald Wurzeln aus der Blattspitze hervorzusprossen (Fig. 71 *B*). Somit erscheint das Resultat in diesem Falle ganz ähnlich wie bei *Bryopsis*, aber wie gesagt findet es eine andere Erklärung. Janse legt ein sehr großes Gewicht auf die in der Zelle vorhandene Plasmaströmung, welche im Fall der *Caulerpa* eine nach der Blattbasis gerichtete ist. Infolge dieser „basipetalen Impulsion" ist nur ein „aktiver Pol", eben der basale vorhanden, an dem bei abgelösten Blättern die Neubildung der Wurzeln und Rhizome erfolgt und zwar durch ein „Meristemplasma" veranlaßt, welches dem polaren Einfluß gehorcht. Bei Verletzungen soll die Abspaltung dieses eigenartigen Plasmas direkt wahrnehmbar sein und indem durch die Verwundung der Plasmastrom eine Veränderung, das „Meristemplasma" eine Verlagerung erleidet, können nun Rhizome und Rhizoide von der Wundstelle aus gebildet werden (Fig. 71). Eine Umkehrung der Polarität wäre dies jedoch in Wirklichkeit nicht und Janse neigt zu der Annahme, daß auch die oben erwähnten Versuche an *Bryopsis* nicht durch eine wirkliche Umkehrung der Polarität, sondern ebenfalls durch eine „Unipolarität" jener Alge und die Wirksamkeit des an anderer Stelle auftretenden Meristemplasmas zu erklären seien. Inwieweit die Existenz von bestimmt gerichteten Strömungen im Protoplasma, sowie auch diejenige einer besonderen Plasma-

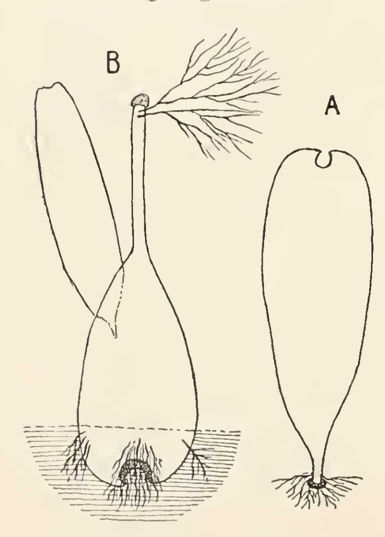


Fig. 71. *Caulerpa prolifera. A* ein aus einem einzelnen Blatt bestehendes Pflänzchen in aufrechter Stellung, *B* umgekehrt im Schlamm eingeflanztes Blatt mit Prolifikation und neuen Rhizoiden an der Blattspitze (unten). Am Ende des Blattstiels befinden sich alte Wurzeln (nach Janse, 1905).

art zur Erklärung dieser Erscheinungen herangezogen werden kann, entzieht sich unserer Beurteilung, nur will uns scheinen, als ob bei diesen sehr einfach organisierten Formen nach der auch von Vöchting vertretenen Anschauung äußeren Einflüssen eine stärkere Wirkung (als den schwer erkennbaren inneren Faktoren) zugeschrieben werden dürfe und als ob ferner diese niederen Formen vielleicht in differenter Weise auf die von außen kommenden Reize reagieren, so daß darauf die Verschiedenheiten im Verhalten der unverletzten Pflänzchen von *Bryopsis* und *Caulerpa* bei ihrer Umkehrung beruhen könnte.

Bei Tieren ist die sog. Umkehrung der Polarität besonders durch Jaques Löb vermittelst seiner bekannten und wichtigen Versuche an verschiedenen Cölenteraten erzielt worden, indem er z. B. Stammstücke von *Antennularia* umgekehrt in geeigneter Weise orientierte und dann an dem jetzt nach unten gerichteten apikalen Pol Wurzeln, an dem nach oben gerichteten basalen Pol dagegen neue Zweige entstehen sah. Ein mit dem oralen Pol in den Sand gestecktes Stammstück von *Tubularia* bildete am freien, aboralen Ende einen Polypen; wurde aber das Stück derartig befestigt, daß beide Enden frei vom Wasser umspült waren, so entstanden an beiden Enden, also am oralen wie am aboralen Pol, neue Polypen (Fig. 72). In diesen wie in anderen bereits erwähnten oder noch zu behandelnden Fällen (Fig. 36 S. 49 und Fig. 74 S. 115) sind es äußere Faktoren, welche die Herausbildung anderer als der normalerweise an den betreffenden Körperstellen zu erwartenden Neubildungen, d. h. die „Umkehrung der Polarität" bewirken. Driesch möchte dementsprechend eine „Strukturenpolarität" von einer „Faktorenpolarität" unterscheiden, je nachdem „ein polarer Organisationsgegensatz darauf beruht, daß die Basis der Organbildung, sei es wegen einer intimen, sei es wegen einer gröberen Struktur, nur in

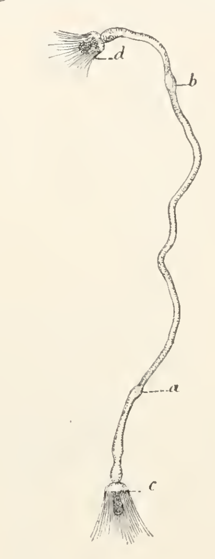


Fig. 72. *Tubularia mesembryanthemum.* Das aus der Mitte des Stammes herausgeschnittene Stück *a b* bildet an jedem Ende einen neuen Polypen (*c d*). *a b* Altes Stück, *a c* und *b d* Zuwacksstücke (nach Löb aus O. Hertwig, Allgemeine Biologie, 1906.)

einer bestimmten Richtung auf formauslösende Faktoren reagieren oder in ihr wenigstens leichter reagieren kann, oder aber darauf, daß die in der Mehrzahl der Fälle inneren formativen Faktoren ihrerseits in einer bestimmten Richtung und nicht in der anderen wirken". Die Faktorenpolarität wäre leichter „umkehrbar" als die Strukturenpolarität.

Die Neubildungen an Körperstellen, wohin sie nicht gehören, belegte Löb mit dem seither dafür gebräuchlichen Namen der

Heteromorphosen.

Solche höchst eigenartige, einen Mangel an Polarität oder doch deren gelegentliche Aufhebung zeigende Bildungen sind seitdem wiederholt und von recht verschiedenartigen Tierformen beschrieben worden. Nach dem vorher über die Polarität der Pflanzen mitgeteilten wird man in der Erwartung kaum fehl gehen, daß bei den niederen Tieren eine weniger ausgeprägte Polarität als bei den höheren zu finden sein möchte. Bei den Einzelligen scheint man bisher auf derartige Bildungen weniger geachtet zu haben, obwohl Heteromorphosen von Infusorien bekannt sind, aber auch bei sehr einfach organisierten Metazoen, wie bei *Hydra* und anderen Hydroidpolypen, zeigt sich eine verhältnismäßig geringe Ausbildung der Polarität in dem häufigen Auftreten andersartiger Bildungen an Wundflächen oder durch die Umkehrung der Polarität bei Gelegenheit von Transplantationen. Außer den von Löbs Versuchen her bekannten (Fig. 72 u. 73) oder schon bei anderer Gelegenheit erwähnten Heteromorphosen von Cölenteraten (*Cerianthus*), bei denen unter anderem durch Anlegen einer tief gehenden seitlichen Schnittwunde eine neue Mundöffnung und Mundscheibe

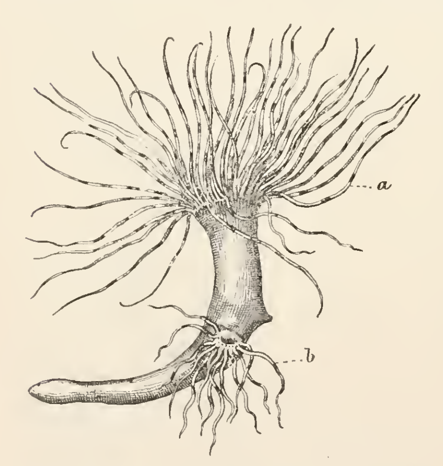


Fig. 73. *Cerianthus membranaceus* mit einer zweiten Mundöffnung am Einschnitt; *a* Tentakeln in der Nähe der natürlichen, *b* der künstlichen Mundöffnung (nach Löb aus O. Hertwig, Allgemeine Biologie, 1906).

erzielt wurden (Fig. 54 S. 86), sind solche seither unter recht verschiedenen Umständen und in sehr verschiedener Ausbildung erzeugt worden. Näher darauf einzugehen, würde hier zu weit führen, auch wird die höchst eigenartige Form dieser heteromorphen Bildungen, bei denen die beiden Köpfchen oft dicht aneinander sitzen, am besten durch die Abbildungen (Fig. 74 *A—C*) erläutert. Auch an den Stöcken treten häufig Bildungen von Wurzelausläufern und Hydranthen an Stellen auf, wohin sie nicht gehören, so z. B. Köpfchen am basalen Teil eines abgeschnittenen und frei aufgehängten Zweiges von *Pennaria* (nach Gast und Godlewski, Fig. 36 *A—C*, S. 49).

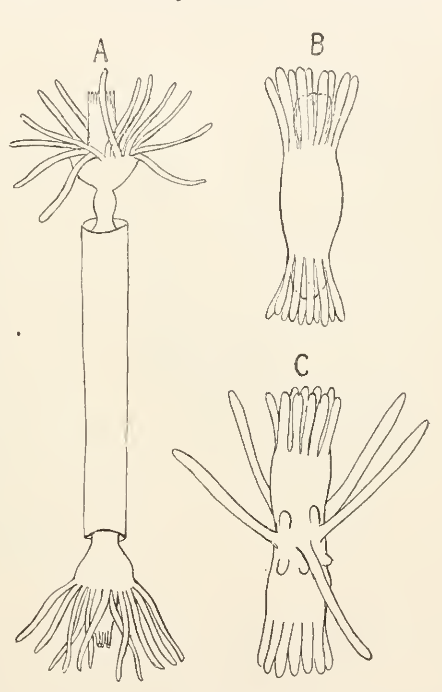


Fig. 74. *A* Bildung eines Polypen am aboralen Ende des mit einem Zweigstück abgeschnittenen Polypen von *Tubularia crocea* (nach H. D. King, 1904); *B* und *C* kurze Stücke von *Tubularia mesembryanthemum* mit Hydranthen an jedem Ende (nach Morgan, 1901).

Bei seinen ebenfalls an *Pennaria* ausgeführten Versuchen beobachtete Cerfontaine solche heteromorphe Bildungen verschiedener Art, so das Auftreten von Wurzelausläufern an apikalen Teilen, zumal an den freien Enden der Zweige, woraus dann ganze Wurzelgeflechte und auf ihnen wieder Stämme mit Zweigen entstanden. Andererseits traten an basalen Teilen neue Stamm- und Köpfchenbildungen auf. Von ähnlichen heteromorphen Bildungen wird noch in anderer Verbindung die Rede sein (vgl. S. 167).

Ähnlich verhalten sich die Planarien, bei denen Heteromorphosen an ganz verschiedenen Körperstellen durch Anbringen von Verletzungen oder Entfernen ganzer Körperteile leicht zu erhalten sind, so sprossen neue Köpfe an den Seiten oder am Hinterende des verletzten Stückes hervor und sogar ganz kleine, dicht hinter den Augen abgeschnittene Vorderstücke können noch solche heteromorphe Köpfe an ihrem

Hinterende entstehen lassen (Fig 75, *A—F*), wie die erfolgreichen Versuche von Van Duyne, Morgan, Voigt, Bardeen, Child u. a. gezeigt haben. Nach den Beobachtungen von Morgan, Caullery, Mesnil, Hazen, Dimon, die wir bestätigen konnten, kommen Heteromorphosen auch bei Anneliden vor und besonders bilden Regenwürmer nach dem Entfernen eines umfangreichen Vorderendes an dessen Stelle nicht selten ein langes, segmentreiches Schwanzende (Fig. 84 *A*, S. 131).

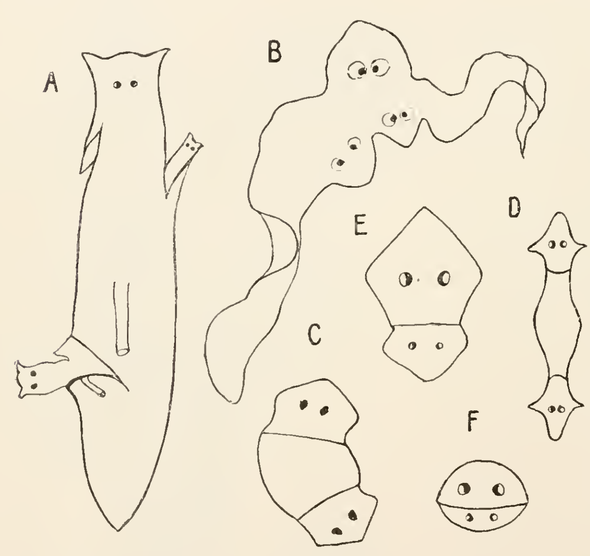


Fig. 75. Heteromorphosen an Planarien. A Bildung eines Schwanzes und zweier Köpfe an seitlichen Einschnitten (nach W. Voigt, 1899); B Entstehung zweier Köpfe nach Spaltung einer *Planaria torva* durch einen in der Mittellinie von hinten her geführten Schnittes (nach Van Duyne, 1896); C Bildung zweier Köpfe an einem Stück von *Pl. maculata* mit schräger vorderer und hinterer Schnittfläche (nach Morgan, 1904; D Bildung je eines Kopfes am Vorder- und Hinterende eines Teilstücks einer Planarie (nach Child, 1906); E und F Bildung eines heteromorphenr Kopfes an dem kurz hinte den Augen abgeschnittenem Vorderstück von *Pl. maculata* und *Pl. lugubris* (nach Morgan, 1902 u. 1901).

Bei Ascidien, speziell bei *Ciona intestinalis*, erzielte Löb durch Anlegen eines quer gerichteten Schnittes unterhalb der Einströmungsöffnung insofern eine heteromorphe Bildung, als um die Schnittöffnung Augenflecke zur Ausbildung kamen, wie sie den Rand der natürlichen Einströmungsöffnung umgeben (Fig. 76 *A*). Außerdem wächst die künstliche Öffnung durch Erhebung ihres Randes zu einer Röhre aus (Fig. 76 *B*), welche ebenso lang und länger als der normale Ingestionssipho werden kann und derartige Röhren lassen sich durch Anbringen von Schnitten an verschiedenen Stellen mehrere hervorrufen.

Andersartiger Natur sind die von Driesch bei Gelegenheit seiner Studien über das Regulationsvermögen der Organismen ebenfalls an Ascidien gemachten Wahrnehmungen. Er sieht eine Um-

kehrung der Polarität in dem bei *Clavellina* beobachteten Verhalten, welches darin besteht, daß es bei dem früher (S. 97) geschilderten Auffrischungsprozeß dieser Ascidien auch zur Bildung eines Stolo und an diesem zur Ausbildung einer polar umgekehrten Ascidie kommt. Freilich handelt es sich dabei um Tiere, die sich (wie übrigens auch die Hydroidpolypen) durch Knospung fortzupflanzen vermögen und diese Knospen an den Stolonen erzeugen.

Wie man daraus sieht, kommen Heteromorphosen auch bei recht hoch organisierten Tieren mit weitgehender Differenzierung ihrer Gewebe und Organe vor und dies gilt auch noch für die Arthropoden und Wirbeltiere. Von ersteren wird sogleich noch die Rede sein; bei den letzteren hat man sie auf experimentellem Wege an den Flossen von Fischembryonen hervorgebracht, indem nach Nusbaums Beobachtungen beim Abschneiden des Schwanzes Flossenbildungen zustande kommen, die nicht ohne weiteres den verloren gegangenen gleichen, sondern andere Formen zeigen. Allerdings muß dabei in Betracht gezogen werden, daß offenbar die Art der Verletzung und der bedeutende Umfang der verlorenen Teile nicht ohne weiteres die Herstellung der richtigen Flossenform gestattet und diese dann erst infolge einer allmählichen Umgestaltung und Umarbeitung erlangt wird.

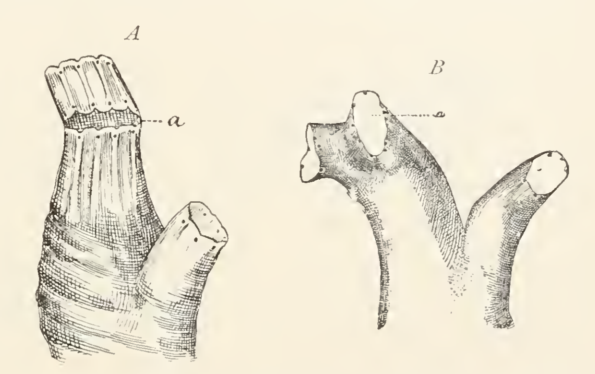


Fig. 76. *Ciona intestinalis.* *A* Einschnitt unter der Einführöffnung bei *a*; *B* an der Schnittstelle ist in einigen Wochen eine neue Röhre hervorgewachsen *(a)*. Nach Löb aus O. Hertwig, Allgemeine Biologie 1906.

Von den verschiedenartigen, bisher beschriebenen Heteromorphosen[18]) wurde eine Anzahl charakteristischer Fälle ausgewählt und es wäre nunmehr die Frage nach dem Zustandekommen dieser auffallenden Erscheinung aufzuwerfen. Bei vielen dieser Fälle handelt es sich um eine direkte Umkehrung oder doch um ein Zurücktreten

der Polarität, zum mindesten aber um das Vorkommen von Bildungen in Gegenden des Körpers, wohin sie nicht gehören und daher nicht zu erwarten waren. — Die Frage nach der Entstehung der Heteromorphosen hängt also aufs engste zusammen mit derjenigen nach der Polarität und ihren Ursachen. Über diese Frage wurde bereits im Anschluß an die Beobachtungen über die sog. Umkehrung der Polarität bei den Pflanzen gesprochen. Wenn es dort bisher unmöglich schien, eine befriedigende Erklärung der Polaritätserscheinungen zu geben, so liegen die Verhältnisse auf zoologischem Gebiet leider nicht günstiger. Die Frage nach den Ursachen, welche es bewirken, daß an Stelle eines verloren gegangenen Körperteils nicht dieser, sondern ein anderer, vielleicht gerade der entgegengesetzte, etwa an Stelle des Kopfes ein Schwanz oder des Schwanzes ein Kopf, neugebildet wird, also eine Umkehrung der Körperpolarität stattfindet, läßt sich zurzeit nicht befriedigend beantworten. Die Botaniker haben eine Lösung des Problems dadurch versucht, daß sie den einzelnen Zellen eine Polarität zuschrieben und somit die Zellenelemente und ihre Anordnung im Körper für dessen polare Gestaltung verantwortlich machten (vergl. oben S. 106). Strömungen, die in der Zelle selbst, wie im ganzen Körper stattfinden, Leitungsbahnen, die zu den Wachstumspunkten hinführen und den Stofftransport vermitteln, würden nach dieser besonders von Goebel vertretenen Anschauung für die polare Gestaltung des Körpers mitbestimmend sein. Es ist nicht unmöglich, daß ähnliche Ursachen auch im Tierkörper für das Zustandekommen seiner Polarität maßgebend sind, aber wie gesagt lassen sich die Bauverhältnisse hier noch schwerer übersehen. Morgan, der sich in letzter Zeit viel mit dieser Frage beschäftigt hat, nimmt besonders auf Grund seiner Beobachtungen an *Tubularia* zur Erklärung der Polaritätserscheinungen eine gewisse Abstufung in der Bildungsfähigkeit des Zellenmaterials an. Für den genannten Fall (der Tubularia) sieht er dies so an, daß das Material des Stammes „totipotent" sei und an irgendeinem Punkt einen Polypen hervorzubringen imstande ist; jedoch geschieht dies leichter am oralen als am aboralen Ende und gerade darin zeigt sich jene Abstufung in bestimmter Richtung. „Die Abstufung („Gradation") ist die Polarität und auf dieser

Grundlage vollziehen sich die Bildungsvorgänge." Freilich ist sie nicht der einzige Faktor, sondern andere kommen noch hinzu, um das Ergebnis dieser Bildungsvorgänge mit zu bestimmen. Wie es freilich zugeht, daß diese Abstufung im Wert des Bildungsmaterials oder dessen Betätigung plötzlich nach einer ungewöhnlichen Richtung überwiegt, wie dies bei den Heteromorphosen beobachtet wird, läßt sich durch eine derartige Annahme ebensowenig erklären, wenn man nicht die Einwirkung äußerer Einflüsse heranziehen will. Über die im Innern des Organismus zu vermutenden Ursachen der Polarität ist zurzeit sicheres nicht auszusagen und die bisher gegebenen Erklärungsversuche sind nicht viel mehr als Umschreibungen der zu beobachtenden Tatsachen, als welche sie übrigens zumeist von ihren Autoren auch nur angesehen werden.

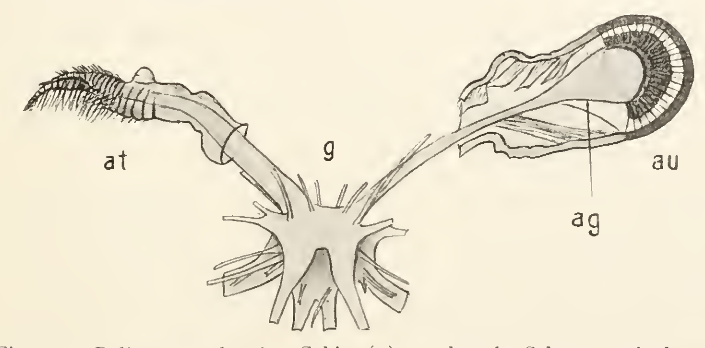


Fig. 77. *Palinurus vulgaris.* Gehirn (*g*) von dem der Sehnerv nach dem Auge (*au*) geht; *ag* Augenganglion; an der linken Seite anstatt des mit dem Augenganglion abgeschnittenen Auges eine Antennula (*at*), (nach C. Herbst, 1899).

Eine besonders eigenartige Form von Heteromorphosen stellen die von C. Herbst auf höchst sinnreiche Weise an höheren Krebsen erzielten Bildungen dar, welche im Zusammenhang mit den übrigen nicht erwähnt wurden, da sie zu besonderen Betrachtungen Veranlassung geben. Entfernte Herbst bei einem *Palinurus*, *Palaemon* oder bei einem der von ihm untersuchten zehnfüßigen Krebse eines der beiden Stielaugen, so wurde es in entsprechender Weise, d. h. durch Neubildung eines Auges ersetzt. Geschah die Entfernung des Auges mit dem Stiel und dem daringelegenen Ganglion opticum, so entstand auffallenderweise an Stelle des Auges eine Antenne (Fig. 77 *at*). Bei denjenigen Krebsen, deren Augenganglien nicht im Augenstiel,

sondern im Kopf dem Gehirn dicht anliegt, wie es bei gewissen Krabben, z. B. *Porcellana*, der Fall ist, bildet sich nach dem Abschneiden des ganzen Augenstiels stets wieder ein Auge und niemals eine Antenne. Da das Ganglion opticum auch bei totaler Exstirpation des Augenstiels nicht mit entfernt wird, so verhalten sich diese Krabben wie die Krebse mit langstieligen Augen, bei denen das Auge oberhalb des Ganglions abgeschnitten wurde.

Das Ergebnis dieser Versuche kann so gedeutet werden, daß Auge und Augenganglion zusammengehörige Bildungen sind, so daß ersteres in seiner Entstehung vom Ganglion abhängig ist und bei dessen Fehlen infolge des Mangels von geeignetem Bildungsmaterial nicht von neuem entstehen kann (O. Maas 1903). Es könnte aber hierbei ein anderer Faktor von besonderer Wichtigkeit in Frage kommen, nämlich der Einfluß des Nervensystems auf die Regeneration, der auch sonst noch eine wichtige Rolle spielt und daher in anderer Verbindung einer besonderen Betrachtung unterzogen werden muß (vergl. S. 148).

Außer der bei diesen Versuchen zutage tretenden Abhängigkeit der Regenerationsvorgänge von Teilen des Nervensystems sind sie auch noch in anderer Beziehung von Interesse, wegen der Frage nämlich, wie es zu erklären ist, daß sich an Stelle des Auges gerade eine Antenne und nicht irgend ein anderes Organ ausbildet oder aber wenn der Ersatz des Auges undurchführbar ist, er nicht einfach unterbleibt, ohne daß ein anderes Gebilde an seine Stelle tritt. Es liegt hier sehr nahe, die Zuflucht zu phylogenetischen Spekulationen zu nehmen und die Erklärung in einem Wiederauftreten von Organen zu suchen, die früher an dieser Stelle vorhanden waren, d. h. die Möglichkeit eines

Atavismus in der Regeneration

anzunehmen. Eine derartige Vermutung lag bei dem Ersatz des Auges durch ein antennenähnliches Organ insofern nicht allzuweit entfernt, als man schon früher wiederholt die Extremitätennatur der Stielaugen diskutiert hatte. Sehr überzeugend war diese Annahme

freilich nicht, auch ist sie bald wieder aufgegeben worden und so wird man auch derjenigen eines solchen Rückschlags von einem Augenstiel auf ein fühlerartiges Gebilde keine allzugroße Überzeugungskraft zuschreiben können. Der Entdecker dieser eigenartigen Heteromorphosen, C. Herbst, erklärt sich jedenfalls durchaus gegen eine solche Deutung im phylogenetischen Sinne und läßt es vorläufig genügen, daß eben die Potenzen zur Bildung eines derartigen abweichend gestalteten Organs an dieser Stelle vorhanden sind.

Wie dieser eine Fall, so haben auch andere Regenerationsvorgänge zur Deutung der neuauftretenden Bildungen als atavistischer Natur Veranlassung gegeben. Bezüglich der vorher (S. 102) besprochenen Heterochelie der Dekapoden würde nicht viel gewonnen sein, wenn man das Auftreten kleinerer oder größerer Scheren bei der Regeneration zum Ersatz der asymmetrischen Scherenform als Rückkehr zu der früher vorhanden gewesenen Scherensymmetrie ansehen wollte. Dagegen erscheinen andere, in dieser Beziehung ebenfalls beim Ersatz der Krebsgliedmaßen gemachte Beobachtungen recht bemerkenswert. Es handelt sich um die schon wiederholt und auch neuerdings (von E. Schultz) wieder beobachtete Tatsache, daß Flußkrebse (*Astacus fluviatilis, A. colchicus* und *A. pachypus*) beim Verlust der Scheren nicht solche von der Form der verloren gegangenen Scheren, sondern anders gestaltete regenerieren, welche die Merkmale der Scheren von *Astacus leptodactylus* zeigen, eines Krebses, der als Vorfahrenform der genannten Krebse angesehen wird. Ganz ähnlich liegen nach den älteren Beobachtungen von Fritz Müller die Verhältnisse bei einer der Gattung *Atyoida* zugehörigen Garneele, deren langfingrige Scheren bei der Regeneration durch Scheren von dem kurzfingrigen Typus der verwandten und vermutlich phylogenetisch älteren Gattung *Caridina* ersetzt werden. Es läßt sich kaum in Abrede stellen, daß das Verhalten dieser Krebse recht auffällig und seine Erklärung im Sinn eines Rückschlags zum mindesten sehr naheliegend ist.

Das von Giard gewissermaßen als eine Abkürzung der Entwicklung betrachtete Auftreten früherer phylogenetische Zustände bei der Regeneration, die sog. hypotypische Regeneration, hat man

in dem Verhalten der pentameren Tarsen der Blattiden sehen wollen, die bei der Regeneration durch viergliedrige Füße ersetzt werden, wie sie den niederen Insekten (Thysanuren) zukommen. Ähnliches ist auch bei anderen Orthopteren, so neuerdings wieder von Bordage und Godelmann an *Phasma*, *Bacillus* und anderen Gespenstheuschrecken beobachtet worden (Fig. 78), doch gehen die Meinungen recht sehr auseinander, ob man darin eine phylogenetische Reminiszenz und nicht vielmehr eine mit der Neugestaltung zusammenhängende abweichende Form (mangelhafte Ausbildung oder Verschmelzung einzelner Glieder) zu sehen habe. Dieser letzteren Auffassung neigt Godelmann umsomehr zu, als die Art des Ersatzes der verlorenen Tarsen keine regelmäßige ist; zwar werden häufig viergliedrige Füße neu gebildet, aber es werden auch solche geliefert, die weniger oder wie ein normaler Fuß fünf Tarsalglieder aufweisen (Fig. 79 *A—D*). Ähnliches gilt übrigens auch für die an dreikralligen Spinnenfüßen beobachtete Krallenreduktion, die nach E. Schultz bei der Regeneration eintreten und dem ursprünglichen Zustand der Spinnen mit zweikralligen Füßen entsprechen solle, während nach der Darstellung von Friedrich dieses Vorkommen recht schwankender Art und wohl auch nur durch eine gewisse Unstetigkeit des regenerativen Bildungsganges zu erklären sei.

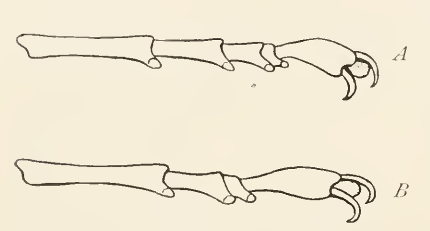


Fig. 78. Ein normaler (*A*) und ein regenerierter Fuß (*B*) einer Phasmide, *Monandroptera inuncans*. *A* aus 5, *B* nur aus 4 Gliedern bestehend, vergl. auch Fig. 37 S. 51 (nach Bordage, 1905).

Als Atavismus hat man es ferner angesehen, daß bei *Tethys* die in Verlust geratenen einfachen Rückenanhänge nicht in dieser Gestalt, sondern in Form verzweigter Anhänge regeneriert werden, wie sie bei anderen, vermutlich ursprünglicheren Gastropoden vorkommen. Die gleiche Deutung hat das Auftreten einer von dem gewöhnlichen Verhalten abweichenden Beschuppung an regenerierten Schwänzen der Eidechsen und Geckonen (durch Boulenger und Werner) gefunden. Die Beschuppung erwies sich einfacher am regenerierten Schwanz und man glaubte darin Verhältnisse wieder zu finden, wie

sie bei den vermutlichen Stammformen obwalten; Herbst aber möchte dies nur dadurch erklären, daß die kompliziertere Beschuppung bei der Regeneration nicht zustande gebracht, sondern durch eine einfachere ersetzt wird.

Wohl mit das bekannteste und für das Auftreten atavistischer Bildungen bei der Regeneration am meisten verwendete Beispiel ist dasjenige der vorderen vierfingrigen Amphibienextremität, welche nach Barfurths Befunden bei der Regeneration eine fünfgliedrige Hand zur Ausbildung bringen kann (Fig. 93, S. 137). Da es sehr wahrscheinlich ist, daß die Hand der Amphibien ursprünglich einen pentadaktylen Charakter hatte und die vergleichende Anatomie dies annimmt, so trug Barfurth kein Bedenken, das Auftreten der fünffingrigen Hand durch Atavismus zu erklären und er hält diese Anschauung gegenüber mancherlei Einwürfen aufrecht (1906). So hatte besonders Herbst geltend gemacht, daß es recht willkürlich erscheine, von den abweichend gestalteten regenerativen Bildungen der Amphibienhand gerade nur die fünfstrahlige herauszugreifen und ihr allein atavistische Bedeutung zuzuschreiben, während man die in dieser Richtung nicht verwertbaren Bildungen, bei denen an der regenerierten Hand (ebenfalls nach Barfurths Beobachtungen und solchen von E. Byrnes, Fig. 80, S. 126) nur zwei oder drei Finger auftreten, unberücksichtigt lasse, ebenso wie diejenigen, bei denen eine größere Zahl von Fingern gebildet wird, z. B. sechs bei *Pleurodeles* nach Giard, sechs bis acht beim Axolotl nach den Beobachtungen von Tornier.

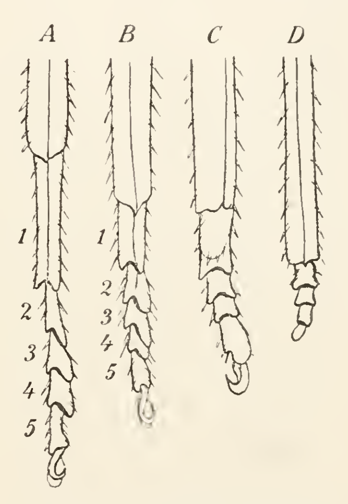


Fig. 79. Teil der Tibia von *Bacillus Rosii* mit dem 5 gliedrigen normalen Fuß (*A*), einen 5 gliedrigen regeneriertem Fuß (*B*), mit regenerierten ziemlich gut ausgebildeten, aber nur 4 gliedrigen (*C*) und ebensolchem rudimentärem 3 gliedrigem Tarsus (*D*) (nach Godelmann, 1901).

Man sieht, daß in dieser Beziehung ähnlich wie bei Behandlung der Regeneration als Anpassungserscheinung die Meinungen scharf gegen einander stehen und eine Klärung der Frage nur durch Ver-

mehrung und eingehende Untersuchung der bisher nicht sehr zahlreichen, hierbei in Betracht kommenden Fälle gewonnen werden kann. Übrigens hat man hinsichtlich der Beziehungen verschiedener Tierformen zueinander und der Möglichkeit einer Aufklärung ihrer Verwandtschaftsverhältnisse außer bei Arthropoden und Vertebraten auch noch bei anderen Tieren geglaubt, den Regenerationsvorgängen eine gewisse Bedeutung zusprechen zu dürfen. Nach dieser Richtung sind recht umfassende Untersuchungen von Minckert an Crinoiden der Antarktis ausgeführt worden, aus welchen hervorgeht, daß die infolge von Regenerationsprozessen auftretenden Färbungs- und Gestaltungsdifferenzen bestimmte Schlüsse auf die systematische Stellung der betreffenden Formen zulassen. Ebenso zeigen die von Carlgren und Hahn über die Symmetrieverhältnisse und den Dimorphismus der Actinien angestellten Untersuchungen, daß die für die verwandtschaftlichen Beziehungen und die Einordnung in das System wichtigen morphologischen Züge durch Regenerationsvorgänge eine wesentliche Beeinflussung erfahren können[18]).

Jene vorher besprochenen Erscheinungen leiteten bereits zu einem anderen Gebiet hinüber; bei ihnen wie besonders bei denjenigen der Heteromorphose führt der durch die Regeneration bewirkte Ersatz verlorener Teile nicht zu einer dem normalen Zustand entsprechenden Ausbildung des Körpers. Derartiges wird bei ihr recht häufig beobachtet und im Vorhergehenden war bereits wiederholt die Rede davon, daß die verloren gegangenen Teile nur unvollständig ersetzt werden, d. h. daß die Neubildungen in unexakter und defektiver Weise verlaufen oder daß überzählige Bildungen (sog. Superregenerate) zustande kommen. Obwohl diese Erscheinungen für die Auffassung der Regeneration in mancher Hinsicht recht lehrreich sind, kann hier doch nur verhältnismäßig kurz auf sie eingegangen werden.

Unvollständigkeit und Ungenauigkeit in der Ausgestaltung der Regenerate

wird wie gesagt sehr häufig angetroffen und hat recht verschiedene Ursachen. Eine davon kann in dem zu geringen Umfang des

regenerierenden Teilstückes liegen, indem selbst Tiere von ausgezeichnetem Regenerationsvermögen, wie die Hydren oder Planarien dann, wenn das Teilstück zu klein ist, wohl einen Ansatz zur Bildung einer Regenerationsknospe machen, diese aber aus Mangel an Material oder wegen zu großer Differenzierung des betreffenden Stückes nicht zur weiteren Ausbildung bringen. Das gleiche Verhalten ist bei anderen, recht regenerationsfähigen Tieren, wie den limicolen und terricolen Oligochaeten, zu beobachten, wenn der Verlust der Teile in eine der mit geringerem Regenerationsvermögen ausgestatteten Körperregionen fällt. Aus den Regenerationsknospen pflegen in solchen Fällen kleinere, unregelmäßig geformte und sowohl in Bezug auf die äußere, wie innere Beschaffenheit unvollständig organisierte Regenerate hervorzugehen. Abgelöste Gliedmaßen der Arthropoden oder Vertebraten werden häufig nur durch einen längeren oder kürzeren Stumpf ersetzt.

Selbst solche regenerative Bildungen, wie der Eidechsenschwanz, welche eine äußerlich vollkommene Ausgestaltung erfahren und zur Wiederausübung ihrer Funktionen ganz geeignet erscheinen, lassen doch bei genauerer Untersuchung eine recht bedeutende Unvollständigkeit ihrer Ausbildung erkennen, indem anstatt des aus Wirbeln zusammengesetzten Schwanzskeletts ein einheitlicher Knorpelstab ohne echte Chordabildung und mangelnder oder doch nur angedeuteter Gliederung entsteht und auch das Nervensystem eine höchst unvollkommene Ausbildung zeigt. Desgleichen erweisen sich Gliedmaßen, die äußerlich ziemlich gut ausgebildet erscheinen, in ihrem inneren Bau, besonders in ihren Skeletteilen, unvollständig gestaltet. Unregelmäßigkeiten in der Form, Verschmelzungen einzelner Teile oder gänzliches Ausbleiben von Skelettstücken scheinen häufig vorzukommen, wenn nicht die ganze Extremität auch schon äußerlich mancherlei Anomalien zeigt, die dann von solchen im Innern begleitet werden (Fig. 80 *A—D*). Eine derartige unvollständige Ausbildung der Extremitäten, denen einzelne Glieder, Teile der äußeren Bewehrung oder innere Organe fehlen, kommt auch bei den Arthropoden häufig vor und wurde hinsichtlich der Endglieder des Tarsus schon vorher in anderer Verbindung erwähnt (Fig. 78 u. 79, S. 122).

In einer höchst charakteristischen und sehr instruktiven Weise zeigt sich der Erfolg der unvollständigen und ungenauen Regeneration bei den von Hargitt und Morgan an Medusen unternommenen Versuchen. Wird einer kleinen craspedoten Meduse *(Gonionemus vertens)* ein keilförmiges Stück aus dem Schirm herausgeschnitten (Fig. 81 *A*), so nähern sich die Wundflächen und verschmelzen miteinander, ohne daß anscheinend irgendwie beträchtliche Neubildungen erfolgen. Allerdings kann gerade in dem angegebenen Fall, in welchem das Manubrium mit entfernt wurde (Fig. 81 *A*) in einiger Zeit ein neuer Mundstiel gebildet werden. Zumeist scheint aber nur ein Schluß der Wunde und die Abrundung zu einem recht unvollständigen Ganzen ohne erhebliche Neubildungen vor sich zu gehen. Beim Durchschneiden einer Meduse (Fig. 81 *B*), erfolgt die Regeneration in der Weise, daß die halbe Meduse nach geschehener Abrundung zwar das angeschnittene Manubrium und die verletzten Tentakeln ergänzt, im übrigen aber sich mit nur zwei (anstatt vier) Radiärkanälen behilft und auch keine neuen Tentakeln

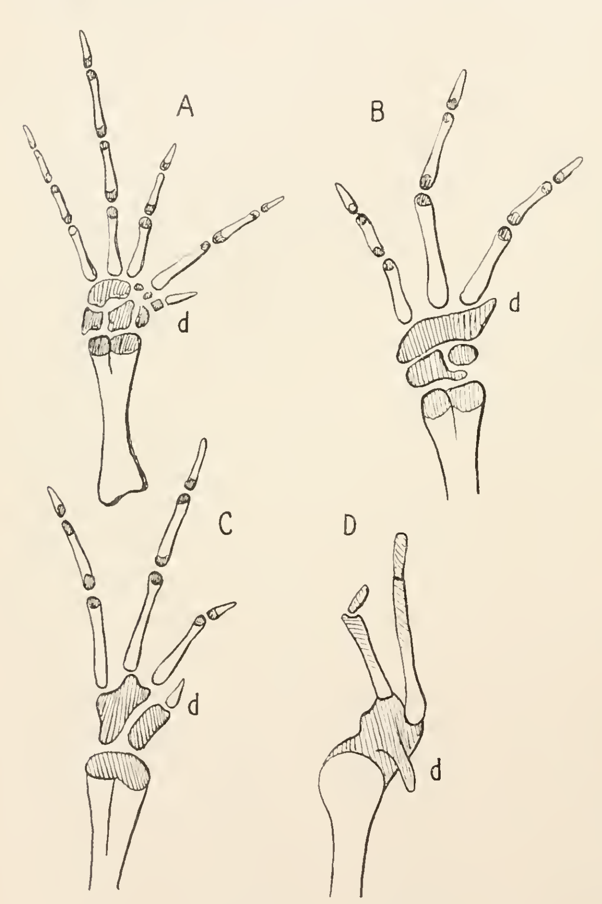


Fig. 80. Unvollständige Ausbildung der Skeletteile bei der Regeneration der Vordergliedmaße beim Frosch. *A* normales Skelett von Hand- und Vorderarm, *B—D* verschiedene, mehr oder weniger vollständige Skelettbildungen der defektiven Regeneration; *d* Daumen (nach Byrnes, 1904).

bildet (Fig. 81 *C, D*). Auch Teilstücke von ein Viertel oder noch geringerem Umfange mit bloß einem oder einem nur teilweise erhaltenen Radiärkanal lassen sich auf diese Weise hervorbringen und sind existenzfähig. Morgan konnte die kleinen unvollständigen Medusen wochenlang am Leben erhalten; sie ernähren sich auch, scheinen aber keine wesentliche Ergänzung der verlorenen Teile mehr zu erfahren [19]).

Zur Erklärung der unvollständigen und mangelhaften Regeneration hat Driesch, der ein großes Gewicht auf den schon früher (S. 77) erwähnten Verlauf der Regeneration in einzelnen Ab-

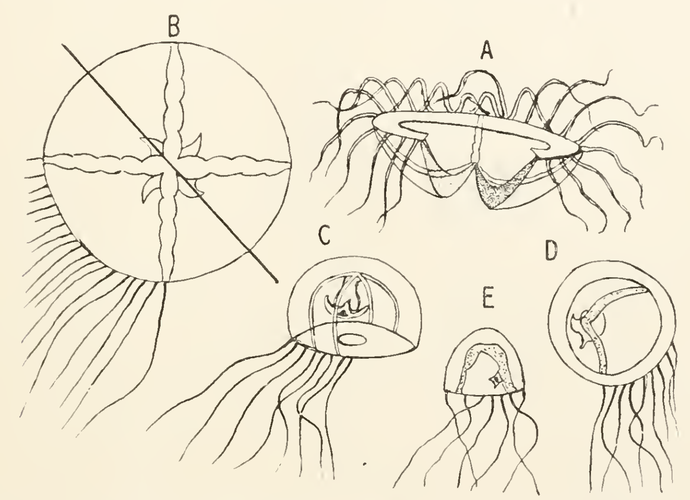


Fig. 81. Regeneration einer Meduse (*Gonionemus vertens*), nach Morgan 1901 und Hargitt, 1900). *A* ein keilförmiges Stück mit dem Manubrium aus dem Schirm geschnitten; *B* in der Richtung der schrägen Linie halb durchgeschnitten; *C* eine solche Hälfte nach Abrundung und Ergänzung; *D* ein Viertel und *E* weniger als ein Viertel der ganzen Meduse. Die Tentakel sind nur teilweise eingezeichnet.

sätzen (Etappen) legt, das Fehlen einzelner dieser Etappen herangezogen. Die Regeneration ist auf einer zu frühen Etappe stehen geblieben, vielleicht infolge „einer allgemeinen dynamischen Schwäche des Organismus“, vielleicht nur aus Mangel an genügendem Anlagematerial. Unter einem anderen Gesichtspunkt betrachtet Tornier das Problem, das er mit einer ganz eigenartigen Fragestellung behandelt. Er betrachtet die zum Aufbau eines Regenerats beitragenden Gewebe als mehr oder weniger unabhängig von einander. Arbeiten sie bei dem gemeinsamen Aufbau des Regenerats in Harmonie, so entsteht ein Vollregenerat, geraten sie jedoch in Widerstreit

und ist der Kampf von Heftigkeit, so verhindert er die normale Ausbildung und es kommen nur Stümper- und Notregenerate zustande. Auf experimentellem Wege suchte Tornier dies durch „Begünstigung der Hautregeneration“ beim Ersatz des Tritonenschwanzes zu erweisen, indem er die Haut durch Vernähen frühzeitig zum Verschluß brachte und sie dadurch gegenüber den anderen, noch nicht in Regeneration befindlichen Gewebe „begünstigte“. Auf diese Weise entstehen „Dauerkurzschwänze, wenn die Hautlappen der Wunde schon verheilt sind, ehe die anderen Gewebe zu regenerieren begonnen haben; bei mäßig vorschnellem Verheilen dieser Hautlappen entstehen Stümperschwänze; sehr wenig vorschnelle Hautlappenverheilung aber ergibt nach sehr verspätet einsetzender Entwicklung Schwanzvollregenerate mit vermindertem Längenwuchs.“ Wenn dabei nicht die durch den frühzeitigen Hautverschluß geänderten Druckverhältnisse, also hauptsächlich mechanische Momente, eine wichtige Rolle spielen, hat diese Betrachtungsweise viel für sich; jedenfalls sollte sie zu weiteren Versuchen in dieser Richtung anregen, wie auch Tornier selbst in einer soeben erschienenen Abhandlung durch Ausschaltung einzelner und Begünstigung anderer Teile am Larvenschwanz der Kröten vorübergehende oder dauernde Umgestaltungen erzielt hat, welche er ebenfalls im Sinne von Rouxs sich hierin so fruchtbar erweisenden Gedanken als durch den Kampf der Gewebe hervorgebracht ansieht.

Den unvollständigen Regeneraten stehen diejenigen gegenüber, bei denen nicht „zu wenig“, sondern „zu viel“ gebildet wird, wie das unter Umständen bei lebhaft sich abspielenden Regenerationsprozessen zu beobachten ist. So werden zuweilen am Hinterende von Oligochaeten längere und segmentreichere Regenerate gebildet, als die verloren gegangenen Körperteile es waren. Es scheint, als ob auch die regenerierten Fischflossen größer als die normalen ausfallen könnten (A. Buschkiel). Offenbar stand in solchen Fällen mehr Material zur Verfügung, als zum Ersatz der verlorenen Teile nötig war und es fand infolgedessen eine Überproduktion statt, die wohl auf eine besonders rege Ernährung der betreffenden Körperpartien zurückzuführen ist. Noch weit mehr als solche von dem normalen Zustand nicht

weit abweichende Bildungen fallen unter den Begriff der unexakten Ausbildungen die für die Auffassung der Regeneration nicht unwichtigen

Superregenerate, Doppel- und Mehrfachbildungen.

Doppel- und Mehrfachbildungen einzelner Körperteile sind außerordentlich verbreitet und von den niedersten bis zu den höchsten Tierformen bekannt geworden[20]). Zum größten Teil sind sie embryonalen Ursprungs (Fig. 84 *A*) und ihre Anlage geht sogar sehr weit in der Embryonalentwicklung zurück. Von diesen Bildungen kann hier nicht die Rede sein und auch die in Verbindung mit regenerativen Vorgängen entstandenen Mehrfachbildungen können nur insoweit herangezogen werden, als ihre Entstehung für die allgemeine Behandlung des Regenerationsproblems in Betracht kommt, denn auch die Zahl dieser Superregenerationen ist eine sehr bedeutende und erstreckt sich ebenfalls durch die meisten Abteilungen des Tierreichs.

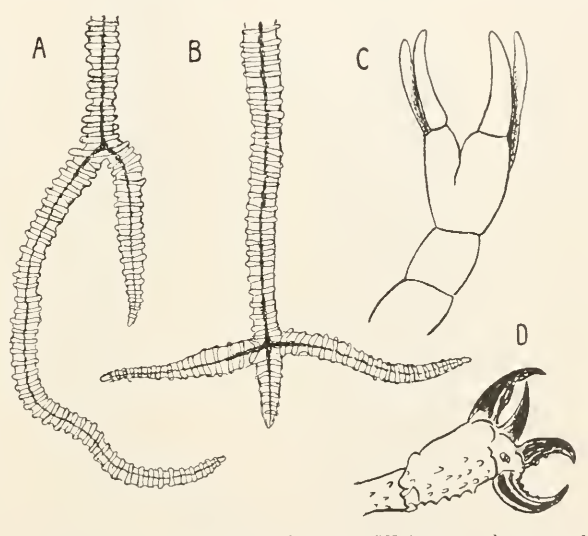


Fig. 82. *A* und *B* Abnormer Weise gespaltener und dreifacher (doppelt gespaltener) Tentakel einer Meduse (*Gonionemus*) (nach G. T. Hargitt, 1904); *C* Doppelbildung der Schere von *Gelasimus pugilator* (nach Zeleny, 1905); *D* Dreifachbildung der Schere nach Bruch bei einer Krabbe, *Eriphia spinifrons* (nach Przibram, 1906).

Doppelbildungen solcher Körperteile. die sonst im einfachen Zustand vorhanden sind, lassen sich nicht selten bei freilebenden Tieren beobachten, z. B. gespaltene Tentakel bei Polypen und Medusen, ebensolche Cirrhen bei Anneliden, doppelte Scheren bei Krebsen, ganze Doppelgliedmaßen bei Insekten und anderen Arthropoden, wie bei Vertebraten, Zwei- und Dreifachbildungen an Haarsternarmen,

Doppelschwänze bei Eidechsen u. s. f. Von der großen Zahl derartiger, wie gesagt bei den verschiedensten Tierformen vorkommenden Mehrfachbildungen seien hier nur einige zur Erläuterung herausgegriffen, z. B. die zwei- und dreifach gegabelten Medusententakel (Fig. 82 *A* u. *B*) oder die Doppelbildungen von Krebsscheren (Fig. 82 *C* u. *D*). Recht interessante Verhältnisse bieten die von Tornier beschriebenen Mehrfachbildungen an Käferbeinen, bei welchen die Verdoppelung ganz verschiedene Teile betrifft. So kann sich von dem gespaltenen Schenkel distalwärts je eine mehr oder weniger vollständige Extremität er-

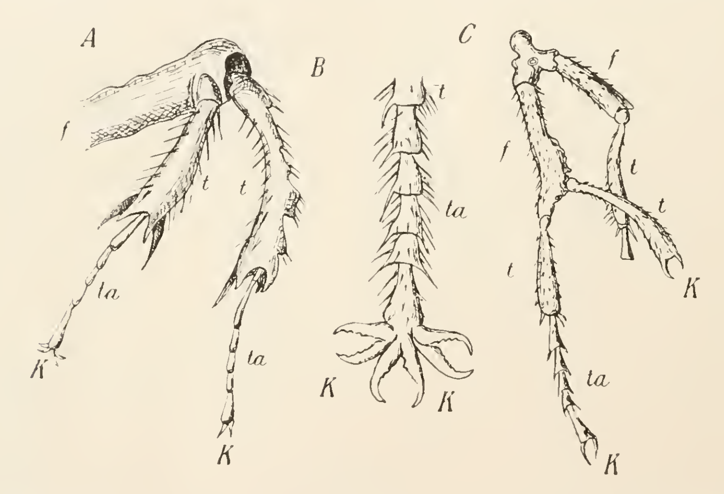


Fig. 83. Zwei- und Dreifachbildungen an den Gliedmaßen verschiedener Käfer, A eines Rosenkäfers (*Cetonia floricola*) mit verdoppelter Nebenschiene; B eines Laufkäfers (*Calathus obersus*) mit dreifachen, also sechs Krallen; C eines anderen Laufkäfers (*Carabus nemoralis*) mit Nebenschenkel und Nebenschiene am Oberschenkel. *f* Femur (Schenkel), *t* Tibia (Schiene), *ta* Tarsus (Fuß), *K* Krallen (nach Tornier, 1901).

strecken oder es setzt sich in der Nähe des Kniegelenks noch eine zweite, unter Umständen auch ihrerseits verdoppelte Schiene mit entsprechendem Fuß an (Fig. 83 *A*). Indem neben den beiden normalen Krallen noch zwei Paar solcher hervorwachsen, kommt eine sehr eigenartige Drillingsbildung zustande (Fig. 83 *B*) und eine Verdreifachung entsteht auch noch auf andere Weise, z. B. dadurch, daß am Schenkelring ein überzähliger Schenkel mit Schiene und rudimentärem Fuß, am distalen Schenkelabschnitt jedoch eine dritte Schiene auftritt (Fig. 83 *C*). Auf andere solche Mehrfachbildungen wird noch zurückzukommen sein.

Zum Teil rühren derartige Mißbildungen gewiß aus der Embryonalzeit her (Fig. 84 A) und sind also auf mehrfache Anlagen zurückzuführen, zum Teil aber sind sie gewiß infolge von Verletzungen entstanden. Dafür spricht jedenfalls die Tatsache, daß sich Superregenerate auf experimentellem Wege durch geeignete

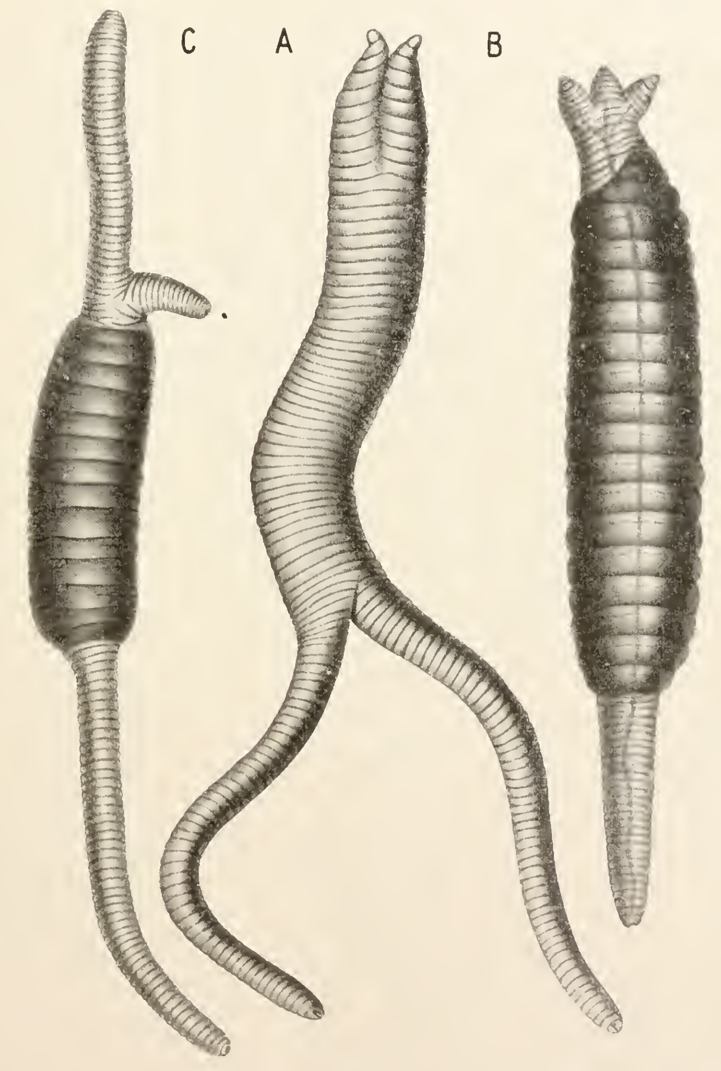


Fig. 84. A *Allolobophora subrubicunda* Embryo mit doppeltem Kopf und Schwanz; B *Helodrilus longus*, ein hinter der Genitalregion entnommenes Teilstück mit dreifachem Kopf und einfachem Schwanzregenerat; C *Helodrilus longus*, ein ebensolches Stück mit zwei vorderen (heteromorphen) Schwanzregenaten und einem hinteren Schwanzregenerat. Original.

Anbringung von Wunden unschwer erzielen lassen, wie es z. B. bei den Regenwürmern der Fall ist, wenn ein Teil des Körpers abgetrennt wird. Dann können anstatt des verloren gegangenen Vorderendes Doppelbildungen von normalem oder heteromorphem Charakter entstehen, auch kommt es wohl zur Bildung dreier Köpfe (Fig. 84 B u. C). Durch Spalten des Vorder- und Hinterendes am Körper mancher Würmer, besonders der Planarien, sind ebenfalls doppelte Schwänze und Köpfe zu erzielen. Wenn sich die Wundflächen nicht zu bald wieder vereinigen, versucht jede Spalthälfte das verlorene zu ersetzen, ähnlich dem früher von den Pflanzen erwähnten Verhalten der an der Spitze gespaltener Wurzeln oder Blätter (Fig. 7, 10 u. 11 S. 10 u. 13); dadurch kommt es dann zu jenen Doppelbildungen am Vorder- oder Hinterende (Fig. 84), durch welche beide Teile trotz ihres Verbundenseins eine gewisse, sogar recht weitgehende Selbständigkeit zu erkennen geben.

Auf etwas andere Weise kam eine Dreifachbildung des Hinterendes bei *Tubifex rivulorum*, einem weitverbreiteten limikolen Oligochaeten, zustande und sie dürfte insofern nicht ganz ohne Interesse sein, als ihre Entstehung genauer verfolgt werden konnte. Nach den im hiesigen Zoologischen Institut angestellten Beobachtungen von C. Müller handelte es sich um einen Wurm, dem anfangs 62 hintere Segmente weggenommen wurden, worauf in etwa 3—4 Wochen ein Regenerat von 36 Segmenten entstand. Dieses wurde mit 15 alten Körperringen abermals entfernt und dieselbe Operation geschah noch zweimal mit Regeneraten von 20 und 18 Segmenten bei gleichzeitiger Entfernung von 5 und 3 alten Körperringen. Nach der letzten und etwa 2 Monate nach der ersten Operation hatte sich ein aus 10 Segmenten bestehendes Regenerat gebildet, welches nach einiger Zeit hinter dem vierten Segment Einschnürungen aufwies, die zum Verlust des Regenerats zu führen drohten. Als daraufhin der Wurm unter günstigere Lebensbedingungen gebracht wurde, gedieh er wieder besser und das Regenerat blieb erhalten. Die mittleren Segmente des Regenerats waren jedoch undeutlich geworden und gewiß fand hier eine Umarbeitung von Zellenmaterial statt, da diese Segmente später nicht wieder als solche hervortraten (Fig. 85). Viel-

mehr wuchsen ungefähr in der Mitte des Regenerats zwei Zapfen hervor, die sich nach ungefähr zwei Wochen zu Regeneraten von 18 und 22 deutlich abgesetzter Segmenten ausbildeten (Fig. 85). Offenbar waren durch jene krankhafte Einschnürung Verletzungen entstanden, welche zu der Superregeneration Veranlassung gaben und die Dreifachbildung des Schwanzes entstehen ließen. Bemerkenswert erscheint dabei, daß das ursprüngliche Regenerat seine weitere Ausbildung eingestellt hat und die beiden Nebenregenerate zu weit längeren und segmentreichen Schwanzenden geworden, außerdem aber noch in der Fortentwicklung begriffen sind. Später allerdings nahm das mittlere (Haupt-) Regenerat sein Wachstum wieder auf und überholte dann die Nebenregenerate an Länge.

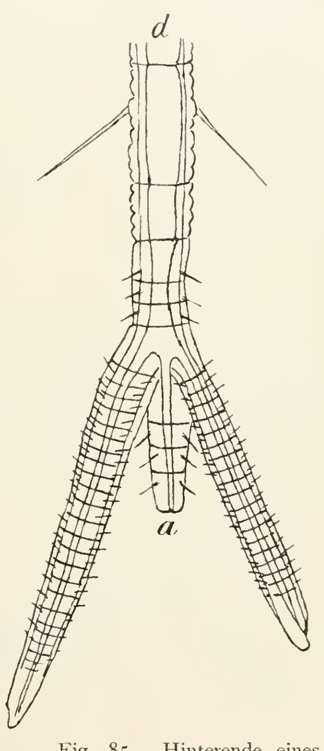


Fig. 85. Hinterende eines *Tubifex rivulorum* mit einem mittleren primären und zwei seitlichen sekundären Schwanzregeneraten; das erstere mit Afteröffnung *(a)*, die beiden letzteren ohne solche, *d* Darm (nach Untersuchungen von C. Müller).

Ebenfalls durch Schaffung eines zweifachen Regenerationszentrums, aber doch in etwas abweichender Weise läßt sich am Schwanz der Eidechsen und Salamander nach dessen Abschneiden und Anbringen einer zweiten Wunde am Schwanzstummel ein gegabelter Schwanz hervorrufen, doch kommt er nach Torniers weiteren Beobachtungen beim Erhaltenbleiben des alten Schwanzes zustande, wenn dieser teilweise abgeknickt wird oder eine Wunde erhält, die zur Bildung einer neuen Schwanzspitze Veranlassung gibt (Fig. 86 u. 87). Diesem Verhalten ähnlich, aber an einem ganz anderen Körperteil verlaufend und daher völlig andersartig erscheinend, ist die in Ergänzung zu früheren Mitteilungen (S. 74) noch zu erwähnende Bildung einer zweiten Linse im Tritonenauge, wenn die erste Linse nicht wie bei jenen anderen Versuchen entfernt, sondern nur aus ihrer normalen Stellung abgedrängt wurde oder

auch nach der Linsenexstirpation zwei neue Linsen gebildet werden (Fig. 88).

Doppelbildungen hervorzurufen gelingt vor allem durch Spalten der embroyonalen Anlagen, besonders bei Extremitäten, welche Methode bei den bekannten Versuchen von Barfurth an Amphibien

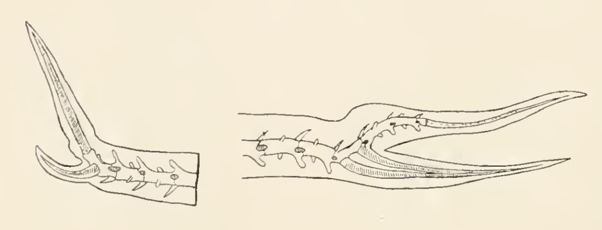


Fig. 86. A *Lacerta agilis* mit doppelter, *L. vivipara* mit dreifacher Schwanzspitze, im Röntgenbild. A durch Abknicken, B durch Abschneiden und Anlegen einer zweiten Wunde gewonnen. Die beiden unteren Spitzen im gemeinsamen Hautmantel (nach Tornier aus Barfurth 1906).

angewandt und von Tornier zu einer großen Vollkommenheit ausgebildet wurde. Gelingt es, mit einem Schnitt, die beiden hinteren Gliedmaßenanlagen einer noch ziemlich jungen Frosch- oder Krötenlarve zu spalten, so kann es zur Bildung nicht nur doppelter oder mehrfacher Gliedmaßen, sondern auch zu derjenigen

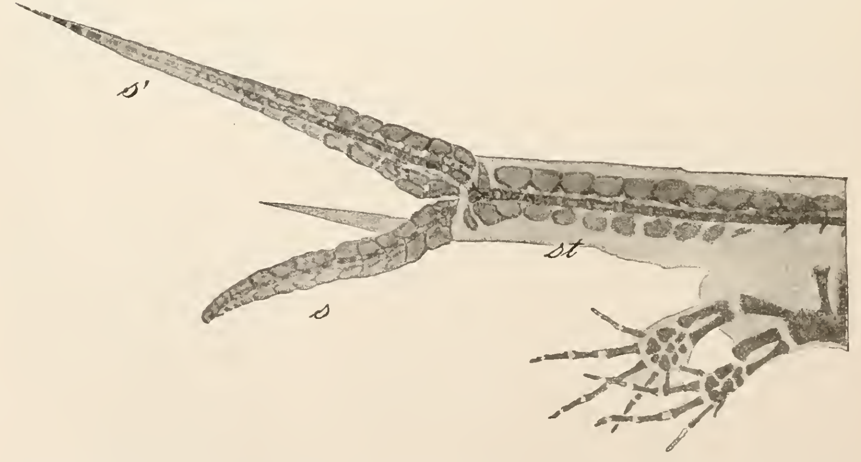


Fig. 87. Gabelschwanz eines Männchens von *Triton vulgaris* im Röntgenbild, *st* Stamm des Schwanzes, *s* die nach unten verschobene, *s'* die überzählige Schwanzspitze (nach Tornier aus Barfurth, 1906).

eines teilweise verdoppelten Beckengürtels kommen (Fig. 91 u. 92). Zeigt sich die Mehrfachbildung nur auf einer Seite, so ist anzunehmen, daß nur eine der beiderseitigen Anlagen von der Verletzung getroffen wurde (Fig. 89 u. 90). Wenn die Verletzungen nur die

peripheren Teile der Extremität betreffen, kommt es zu einer Vermehrung der Phalangen und Polydaktylie kann die Folge solcher Verletzungen sein (Fig. 93—95). Von Interesse ist die Art, wie diese Bildungen sich hervorrufen lassen, nämlich durch Einschnüren mit einem Faden vom peripheren Ende her (Fig. 94), weil dadurch die schon früher vermutete Entstehung von Doppelbildungen während der Fötalzeit infolge von Einschnürungen einzelner Körperteile durch Amnionfäden (entsprechend Ahlfelds bekannter Beobachtung eines Amnionfadens in dem Spalt eines Doppelfingers) zu einer größeren

Fig. 88. Fig. 89.

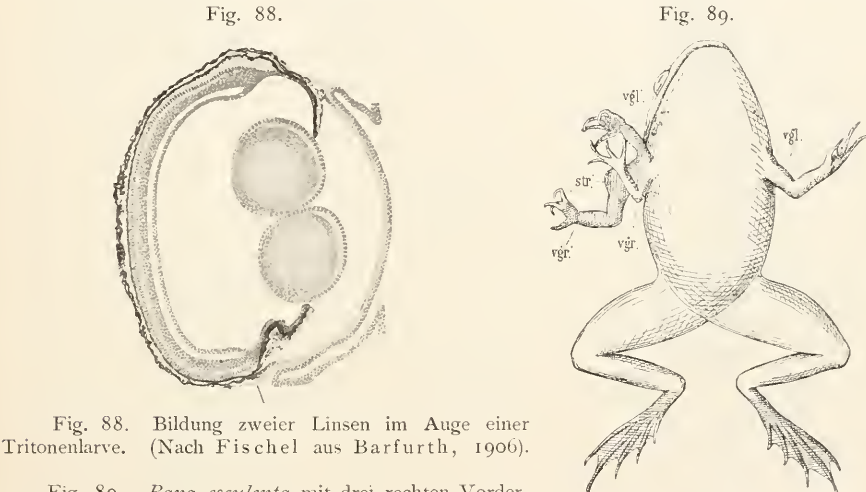


Fig. 88. Bildung zweier Linsen im Auge einer Tritonenlarve. (Nach Fischel aus Barfurth, 1906).

Fig. 89. *Rana esculenta* mit drei rechten Vordergliedmaßen, von denen zwei durch Regeneration entstanden sind (*vgl'*. und *vgr'*.), *vgr*. und *vgl*. die rechte und linke Vorderextremität, *str*. Sternum (nach Tornier aus Barfurth, 1906).

Wahrscheinlichkeit erhoben wird; Tornier ist diesen vermutlich auf Verletzungen durch das Amnion zurückzuführenden Mißbildungen in einer ausführlichen Untersuchung nachgegangen und hat die an den Vorderfüßen der Cerviden vorkommende überzähligen Gebilde auf pathologischen Amniondruck zurückgeführt.

Neben anderen, weiter zurückgehenden Ursachen beanspruchen Verletzungen mit darauf folgenden regenerativen Neubildungen während der embryonalen und postembryonalen Entwicklung gewiß eine große Bedeutung für die Entwicklung der Doppelbildungen. Experimentelle Untersuchungen verschiedenster Art haben dies zur Genüge erwiesen.

Hier sei nur noch auf einige besonders charakteristische Erscheinungen aufmerksam gemacht. Zu ihnen gehört jedenfalls die mit den vorher erwähnten Versuchen an ausgewachsenen Würmern vergleichbare Erzeugung von Doppelköpfen bei Schlangen, wie sie nach Tornier durch Verletzung des Embryos in frühen Entwicklungsstadien hervorgerufen werden können (Fig. 96). Solche Verdoppelung des Vorderendes erzielte auch Spemann durch mediane Einschnürung von

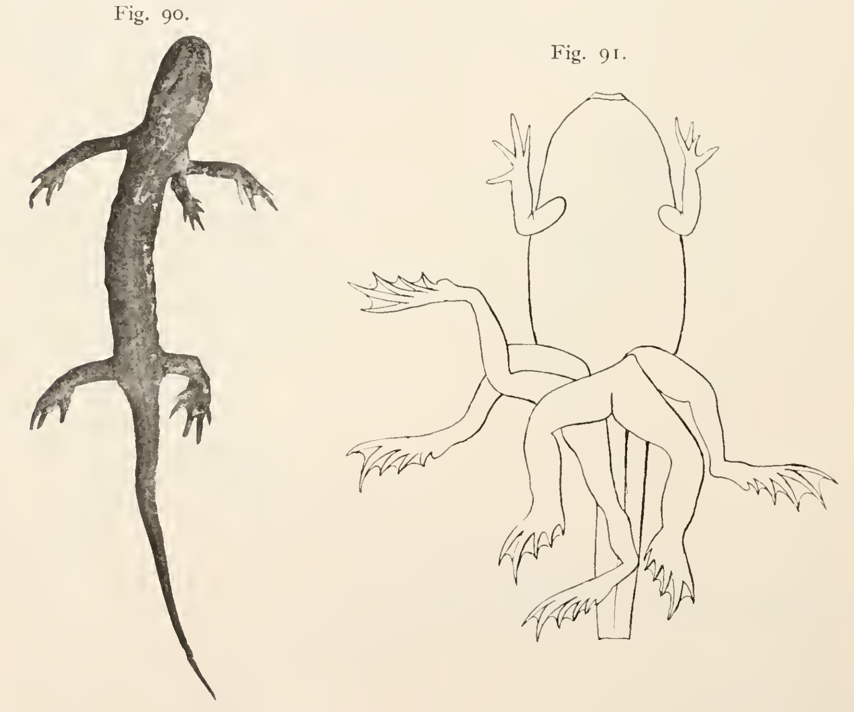


Fig. 90. *Triton taeniatus* mit doppelter rechter Vorderextremität (nach Barfurth, 1906).

Fig. 91. Larve von *Pelobates fuscus* (von der Bauchseite gesehen), mit Mehrfachbildung des Beckens und der Hintergliedmaßen nach Spaltung der hinteren Gliedmaßenanlagen bei der jungen Larve (nach Tornier, 1905).

Tritonenembryonen nach Ablauf der Gastrulation und Anlage des Medullarrohrs (Fig. 97); desgleichen konnte Kopsch an Forellenembryonen derartige Spaltungen von hinten her erziehen (Fig. 98), wobei dann die jetzt noch fehlenden Teile jedenfalls später durch „Postgeneration“ nachgebildet werden. Die Erzeugung von Doppelbildungen durch Anbringen von Verletzungen, Umlagerungen etc.

auf sehr frühen Embryonenstadien, wie sie Osc. Schultze z. B. durch Ausübung eines Druckes und Umkehren der ersten Furchungsstadien

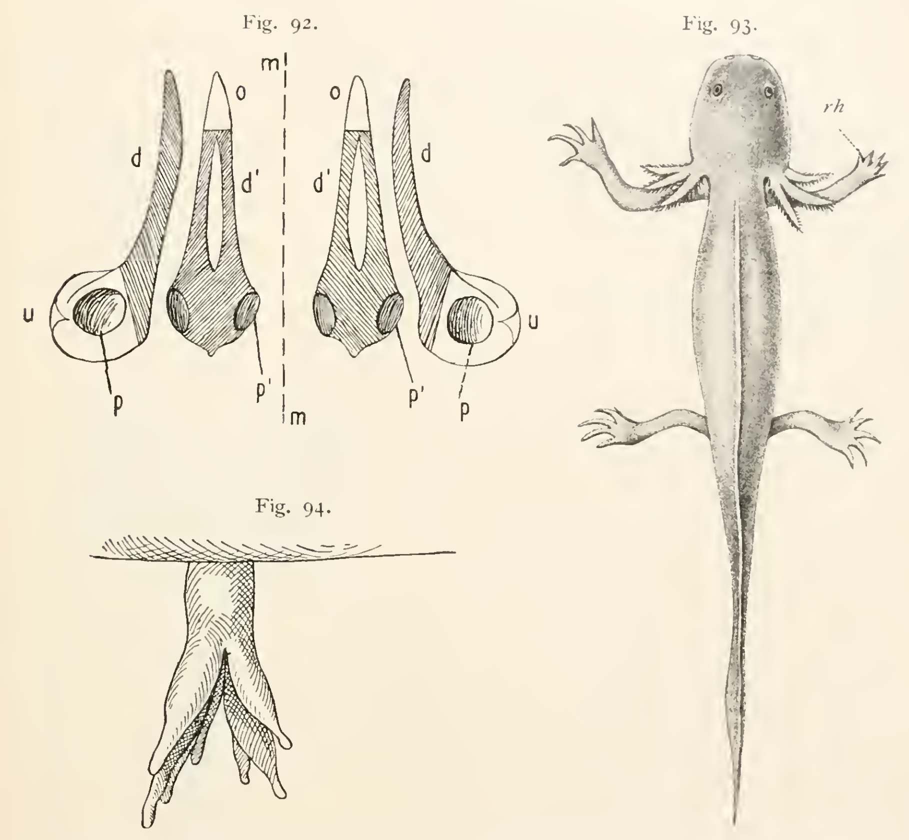


Fig. 92. Schematisierte Darstellung des Beckens einer mit sechs Hinterbeinen versehenen Larve der Knoblauchkröte (Fig. 91). Die alten Teile sind weiß, die neu gebildeten schraffiert dargestellt. Die Beckenanlage war durch den Schnitt geteilt und außerdem in je einen größeren unteren *(u)* und einen kleineren oberen Abschnitt *(o)* zerlegt worden. Die ersteren bilden die verlorene Kappe *(o)* und einen Darmbeinflügel *(d)*, die letzteren je ein überzähliges Becken neu, *d* Darmbeinflügel am größeren (alten) Beckenabschnitte *(u)*; *d'* solche am neuen Becken, *m m* Mittellinie des Tiers, *p* Gelenkpfanne am alten, *p'* am neuen Becken (nach Tornier, 1905).

Fig. 93. Zweijähriger Axolotl mit fünffingriger rechter Hand, *rh* (nach Barfurth, 1894 u. 1906).

Fig. 94. *Triton cristatus*, experimentell durch Einschnürung mit dem Faden erzeugte Doppelgliedmaße (nach Tornier aus Barfurth, 1906).

am Froschei hervorrief, führt zu einer Analyse der im Ei bezw. in den ersten Furchungszellen enthaltenen Anlagen bezw. ihrer Potenzen; eine solche ist aber nicht in den Kreis der hier vorzunehmenden Be-

trachtungen zu ziehen. Jedoch muß eine andere Frage noch erörtert werden, zu deren Diskussion die Doppelbildungen Veranlassung geben.

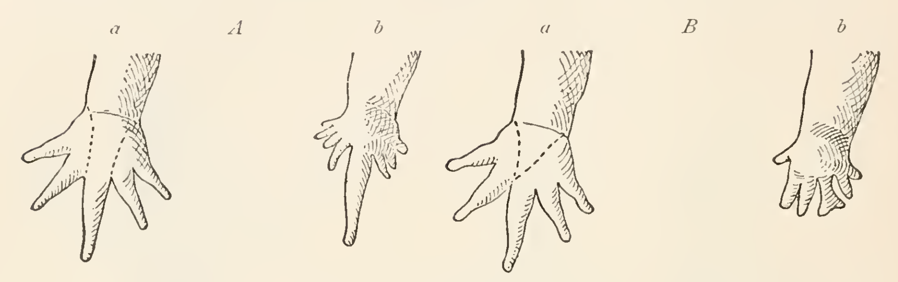


Fig. 95. Hintergliedmaßen von Triton (*A a* und *B a*), an denen durch punktierte Linien die Schnitte angegeben sind, welche zur Hervorrufung von Polydactylie (*Ab* und *Bb*) dienen (nach Tornier aus Barfurth, 1906).

Fig. 96.

Fig. 97.

Fig. 96. Schlange mit superregeneriertem Kopf (*K'*), aus einer durch Verbiegung der Embryonalanlage entstandenen Wunde hervorgegangen, *K* der normale Kopf, *r* die ursprüngliche Einrißstelle, *w* und *w'* die normale und die Wirbelsäule des Superregenerats (nach Tornier aus Barfurth, 1906).

Fig. 97. Embryo von *Triton taeniatus* mit weitgehender Verdoppelung des Vorderendes (Duplicitas anterior). Nach Spemann aus E. Schwalbe: Morphologie der Mißbildungen, 1907.

Es wurde schon vorher darauf hingewiesen, daß sich in den Doppelbildungen und der Art, wie sie zustande kommen, eine gewisse Selbständigkeit einzelner Körperteile zu erkennen gibt und daß diese wenigstens teilweise Unabhängigkeit die Möglichkeit der Entstehung von „Superregeneraten“ erst gestattet. In dieser Beziehung erscheinen

die von Morgan und Van Duyne an Planarien zur Erzeugung von Doppelbildungen ausgeführten Versuche von besonderem Interesse, da sie einerseits eine gewisse Selbständigkeit der doppelt entstehenden Teile und doch wieder den Einfluss des Ganzen erkennen lassen. In der Mittellinie von hinten her längs durch-

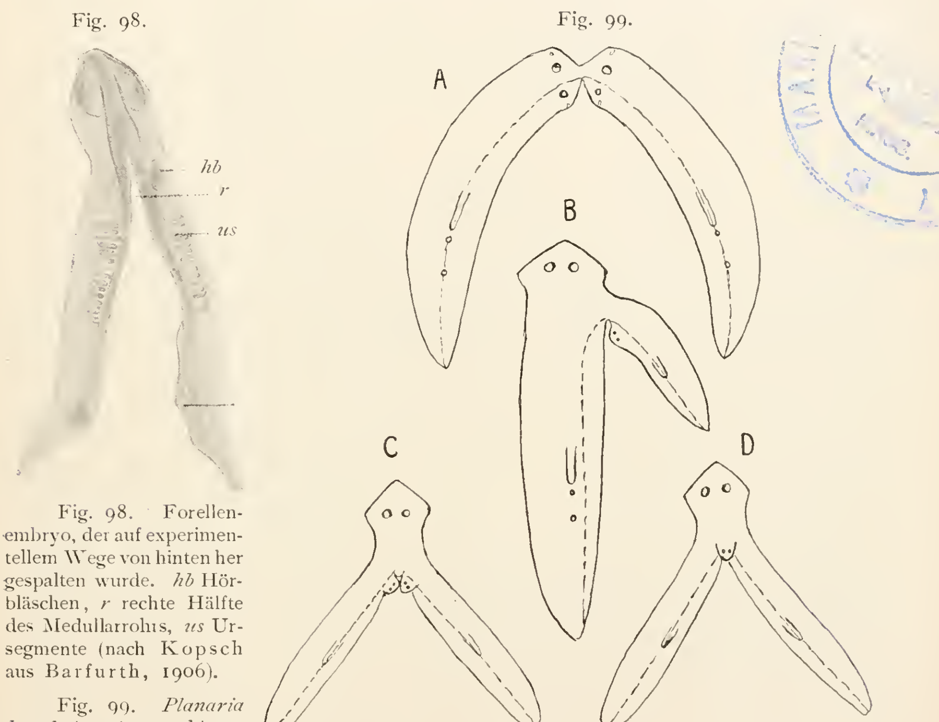


Fig. 98. Forellenembryo, der auf experimentellem Wege von hinten her gespalten wurde. *hb* Hörbläschen, *r* rechte Hälfte des Medullarrohrs, *us* Ursegmente (nach Kopsch aus Barfurth, 1906).

Fig. 99. *Planaria lugubris.* A von hinten her in der Mittellinie bis in die Augengegend längs durchschnitten und die Seitenteile regeneriert; B kleineres Seitenstück abgeschnitten und Kopfregeneration an diesem; C Mediane Durchtrennung von hinten her, Bildung zweier neuer Köpfe; D ebenso, Bildung nur eines Kopfes. Die punktierten Linien geben die Schnittrichtung bezw. die Grenze zwischen alten und neu gebildeten Teilen an (nach Morgan, 1901).

schnittene Planarien ergänzen die fehlende Hälfte vollständig und die beiden neu entstehenden Tiere hängen mit den Köpfen zusammen (Fig. 99 *A*). Eine ganz ähnliche Wirkung wird durch die Abspaltung eines kleineren Stückes erzielt (*B*). Wird der Schnitt in der Mittellinie nicht bis in die Gegend des Kopfes geführt, so kann es dennoch zur Ausbildung zweier neuer Köpfe kommen (Fig. 99 *C*) und man hat jetzt ein dreiköpfiges Individuum vor sich. Doch ergibt sich

bei der gleichen Ausführung des Versuchs unter Umständen ein zweiköpfiges Tier, indem im Spaltungswinkel nur ein Kopf erscheint (Fig. 99 *D*), wobei schwer zu entscheiden ist, welche der beiden Spalthälften den Kopf geliefert hat oder ob dieser als eine heteromorphe Bildung vom Hinterende des Vorderstückes her entstanden ist.

Hinsichtlich der daraus zu ziehenden Schlüsse nicht weniger nteressant ist ein anderer dieser Planarienversuche (Fig. 100 *A*—*C*). Wird an einer Planarie, welcher der Kopf und außerdem noch die vordere Körperpartie der einen Seite abgeschnitten wurde, an dieser Seite von vorn her noch ein Schnitt geführt, der einen Lappen des Körpers abspaltet, so entsteht dann, wenn dieser Lappen sich an die Wundfläche des übrigen Körpers anlegt und mit ihm verschmilzt, ein gemeinsames Regenerationsgewebe und ein einziger Kopf am Vorderende (Fig. 100 *A* u. *B*.) Der Wurm regeneriert als ganzes; seine Seitenteile werden wiederhergestellt und ebenso der verloren gegangene Kopf. Anders verlaufen die Neubildungen jedoch dann, wenn der Spalt offen und der Lappen somit vom übrigen Körper getrennt bleibt; dann bildet er für sich einen neuen Kopf und da ein solcher auch am Vorderende entsteht, so kommt eine Doppelbildung zustande (Fig. 100 *C*).

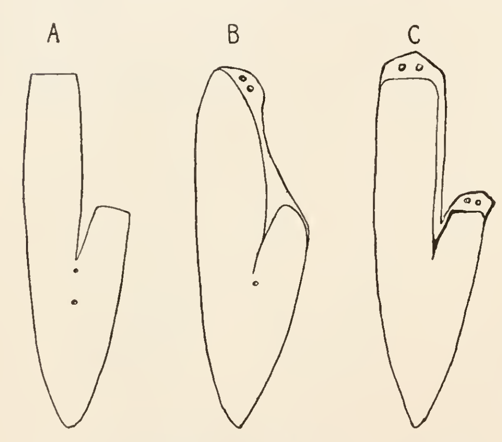


Fig. 100. *Planaria lugubris.* A Kopf und rechtsseitiger Vorderteil abgetragen, seitlich eingeschnitten; B Schluß der Wunde und Regeneration eines gemeinsamen Kopfes; C Offenbleiben des seitlichen Wundspalts und Bildung eines zweiten Kopfes an dem seitlichen Lappen (nach Morgan, 1901).

Diese Versuche erläutern in höchst lehrreicher Weise das Verhältnis des Körpers zu seinen einzelnen Teilen. Wenn er in der Lage ist, seinen Einfluß auf die Neubildungen auszuüben, so entsteht ein einheitliches Ganze, d. h. die Regeneration verläuft in normaler Weise und führte zum Ersatz der verloren gegangenen Teile; kann dieser Einfluß jedoch nicht zu voller Geltung gelangen,

so vermögen einzelne Teile die ihnen innewohnende Fähigkeit zur Hervorbringung anderer Körperpartien durchzusetzen und es resultiert dann eine von der normalen Gestalt abweichende und wohl kaum auf die Dauer lebensfähige Neubildung.

Bei der bisherigen Betrachtung der sehr verschiedenartigen Regenerationserscheinungen wurde schon mehrfach, wie auch zuletzt wieder, die Frage nach den

die Regeneration bewirkenden Faktoren

gestreift, doch muß sie jetzt noch für sich behandelt werden. Freilich werden diese Ausführungen im Vergleich zu der reichen Fülle des vorliegenden Materials an Tatsachen nur verhältnismäßig kurz sein können[21]).

Die erste Frage ist die, durch welche Ursache die Regeneration ausgelöst wird. Regeneration sehen wir dann eintreten, wenn ein regenerationsfähiger Körperteil entfernt worden ist. Bei dieser Entfernung wurde eine Wunde am Körper angebracht. Der normale Zustand des Organismus wurde dadurch geändert. ein Verlust ist an ihm eingetreten und durch die Verletzung war ein Reiz gegeben. Hierin sind die Faktoren zum Anstoß der beginnenden Regeneration und gewiß teilweise auch ihres weiteren Verlaufs zu suchen. So hat man die Wundfläche, d. h. die freie Endigung vorher nicht freier Teile, also die Aufhebung eines Widerstandes als dasjenige Moment angesehen, welches die Regeneration in Gang setzt. Übrigens läßt sich selbst dann, wenn die Regeneration (wie bei der Neubildung der Linse Fig. 47 S. 74) gar nicht von der Wundfläche ausgeht, dennoch das Aufheben der Wachstumswiderstände, wie es durch den Substanzverlust bedingt wird und die dadurch hervorgerufene Änderung der Spannungsverhältnisse für die Auslösung der Regeneration verantwortlich machen. In diesem Fall ist also, wie Driesch es ausdrückt, das „Nichtmehrvorhandensein“ eines gewissen Organs oder Organkomplexes das Auslösende.

Nach Roux ist „die Art der abnormen Veränderung selber zugleich die zureichende determinierende Ursache der Besonderheit der zu ihrem Ausgleich nötigen regulatorischen Leistungen". In manchen Fällen läßt sich tatsächlich die Art der Verletzung als maßgebend für die Gestaltung der Regenerate erkennen, wofür die von Barfurth und Tornier an Amphibien angestellten und bereits bei Besprechung der Doppelbildungen erwähnten Versuche die geeignetsten Beispiele bieten. Die Art der Verwundung bestimmt bei jenen Superregeneraten, besonders am Schwanz, das Auftreten, die Stellung, sowie bis zu einem gewissen Grade die Form und Größe der Neubildungen. Ob die Wunde sehr groß oder weniger umfangreich ist, ob sie geteilt erscheint, sich über verschiedene Partien erstreckt, mehr oder weniger in die Tiefe geht und dadurch verschiedenartige Organe verletzt, ist von Bedeutung. Eine geringere Verletzung läßt neben dem normalen Amphibienschwanz einen kleineren entstehen, während über einer großen Wunde ein solcher Nebenschwanz hervorwächst, der die Größe des normalen Schwanzes erlangen kann. Durch Anbringen einer zweiten Wunde neben der des abgeschnittenen Eidechsenschwanzes läßt sich außer dem endständigen noch ein zweiter, neben ihm herauswachsender Schwanz erzielen, wie bereits vorher (S. 134) erwähnt wurde. Zur Hervorbringung des überzähligen Schwanzes ist die Verletzung des Achsenskeletts notwendig und um bei Froschlarven den abgeschnittenen Schwanz neu entstehen zu lassen, muß nach den Beobachtungen von Morgan und Davis auf dem Querschnitt ein Rest der Chorda dorsalis vorhanden sein. Desgleichen zeigten die ebenfalls von Barfurth und Tornier unternommenen Versuche, wie die Art der Verwundung von maßgebendem Einfluß für die Neubildung von Extremitäten sowie einzelner ihrer Teile ist (S. 135 ff.).

An Regenwürmern läßt sich leicht beobachten, daß außer der früher erwähnten Schrägstellung des Regenerats bei schiefer Schnittführung (Fig. 50 *B* S. 80), an umfangreichen Wunden ein mit breiter Basis versehenes, voluminöses Regenerat hervorwächst, während über einer verhältnismäßig kleinen oder sich rasch verengernden Wunde ein schmales; schnell wachsendes und daher fast fadenförmiges Regenerat

entsteht. Der ebenfalls durch die Art der Verwundung oder des Wundverschlusses bedingte eigenartige Verlauf der Regeneration, wie er durch geeignete Versuchsanordnung zustande kommt und durch die Figur 57 *A*—*C* (S. 89) erläutert wird, wurde bereits vorher in anderem Zusammenhang besprochen.

Wenn die Verwundung, der Substanzverlust und die dadurch bewirkte Änderung der Spannungsverhältnisse oder anderer Zustände im Organismus die Regeneration auslösen, so wird ihr Fortgang und die Ausgestaltung des Regenerats durch andere, zum Teil schon berührte Faktoren bestimmt, so durch die Natur der Gewebe an der Wundstelle oder des überhaupt zur Verfügung stehenden Zellenmaterials, wie auch durch die Entwicklungsbedingungen, welche dieses beim Fortschreiten der Regeneration findet. In ersterer Beziehung ist es nötig, daß sich ein Zellenmaterial vorfindet, welches mit den neu zu bildenden Teilen gleichartig ist und sie ohne weiteres aus sich hervorgehen läßt oder doch noch befähigt ist, die hierzu nötigen Umwandlungen durchzumachen. Ist letzteres nur unvollkommen oder überhaupt nicht mehr der Fall, so verläuft die Regeneration in unvollständiger Weise oder unterbleibt auch gänzlich. Sehr weit gehende Differenzierung des betreffenden Zellenmaterials kann die Veranlassung davon sein und es sei auch hier wieder an das besonders instruktive Beispiel der Tentakelstücke von *Hydra* erinnert, welche zwar noch umfangreicher sind als regenerationsfähige Stücke des Körpers, aber dennoch und zwar offenbar infolge zu starker Spezialisierung ihrer Zellen der Regenerationsfähigkeit entbehren.

Inbetreff der Bedingungen, unter welchen die Regeneration erfolgt, sei darauf hingewiesen, daß diese bei den infolge von Verletzungen oder sonstigen Störungen stattfindenden Bildungsvorgängen häufig nicht die günstigsten sind; ein ungleichmäßiges Fortschreiten dieser Bildungsvorgänge an verschiedenen Teilen des Regenerats oder sonstige Anomalien werden leicht eintreten, vielleicht dadurch verursacht, daß ein Organsystem bessere Bedingungen für seine Entwicklung findet als die anderen. Dann kommt es zu jenem, neuerdings von Tornier besonders stark betonten Kampf der Gewebe und Organe im Regenerat, welcher leicht zu dessen unvoll-

ständigen Ausbildung und Mißbildung führt. Diese Erscheinung ist nicht selten auch an regenerierenden Teilstücken von Regenwürmern zu beobachten, in deren Regenerationsknospe der Darmkanal ganz unverhältnismäßig und zwar auf Kosten der übrigen Organsysteme entwickelt ist. Diese treten gegen ihn sehr stark zurück, wovon dann eine Mißbildung des ganzen Regenerats die Folge ist.

Die Frage nach der Bedeutung der Verletzung für den Verlauf der Regeneration führte zur Erwähnung des ihr zu Gebot stehenden Zellenmaterials, doch brauchte dessen Herkunft nicht verfolgt zu werden, da von ihm schon früher (S. 66 ff.) die Rede war. Auch würde auf diesen Punkt nicht nochmals eingegangen werden, wenn nicht bei der Regeneration gelegentlich an „formbildende Substanzen oder Stoffe“ gedacht worden wäre, welche die Form der neu zu bildenden Teile, d. h. also den Verlauf der Regeneration bestimmen. Stellt man sich solche Bildungsstoffe sozusagen in grob sinnlicher Weise vor, so würde man etwa ein Beispiel dafür in dem sog. roten Pigment der *Tubularia* haben, einer körnigen rot gefärbten Substanz, welche in den Entodermzellen dieses Hydroidpolypen enthalten ist und nach Verletzung des Stammes dahin transportiert wird, wo die Regeneration ihren Anfang nimmt, so daß es tatsächlich nahe liegt, sie zu einem solchen Bildungsstoff in Beziehung zu bringen. Im Allgemeinen freilich würde man sich diese Stoffe, wenn man sie überhaupt annehmen wollte, als feinste, mit unseren optischen Hilfsmitteln nicht wahrnehmbare Teilchen (etwa Weismanns Ersatzdeterminanten entsprechend) im Karyo- oder Cytoplasma vorzustellen haben, sei es nun, daß sie diesem als bleibende Bestandteile angehören oder erst im Fall der Notwendigkeit an die Stellen gebracht werden, an denen sie zur Verwendung kommen sollen.

Gewissermaßen einen „Bildungsstoff“ will man in Form einer besonderen Plasma-Art bei pflanzlichen Zellen beobachtet haben, so beschreibt Janse bei *Caulerpa prolifera* die nach Verletzungen eintretende Abspaltung eines „weißlichen, trüben Meristemplasmas“ von dem übrigen grünen, d. h. chlorophyllführenden Cytoplasma (vgl. oben S. 112). Dieses Meristemplasma gibt zu den Neubildungen Veranlassung, wie sie infolge der Verletzungen nötig werden. Durch

die in der Zelle stattfindenden Strömungen wird es nach der Wundstelle hingeführt, um sich hier anzusammeln, worauf an dieser Stelle die Neubildung vor sich geht. Übrigens ist hier auch der Einfluß der Verwundung und des Substanzverlustes besonders deutlich, indem durch sie die Stromrichtung in der Zelle verändert und eben gegen die Wundstelle hingeleitet wird.

Daß Strömungen und der Transport von Stoffen in und außerhalb der Zellen bei den Neubildungen am Pflanzenkörper eine Rolle spielen, ist schon früher (besonders von Sachs) angenommen und in anderer Form neuerdings wieder energisch von Goebel verfochten worden. Bei dem Ersatz verloren gegangener Sprosse und Wurzeln findet eine Verteilung des Baumaterials, ein Transport von Substanzen verschiedener Art in der Richtung der beiden Pole statt. Der Verlust eines ansehnlichen Teils wird auch bei den höheren Pflanzen den Zustrom nach der Wundstelle veranlassen oder doch zum mindesten verstärken; auch hier werden infolge des durch die Verwundung und den Substanzverlust ausgeübten Reizes neue Bildungsstoffe herbeigeführt und durch Zellvermehrung an der Wundstelle neue Elemente für den Wiederaufbau des Verlorenen geliefert. Übrigens muß in dieser Hinsicht auf die bei Besprechung der Polarität gegebenen Ausführungen verwiesen werden (S. 106 ff.).

Wenn die Regeneration durch die Verwundung ausgelöst und das Material für ihren Vollzug vorhanden ist, so erklärt sich daraus die Ausgestaltung des Regenerates selbst noch nicht. „Das Wiederbilden von etwas Spezifischem, in sich Heterogenem, das anders beschaffen ist als der belassene Rest", hat Driesch als das die Regeneration vor allem kennzeichnende hingestellt. Die Erklärung der Tatsache aber, daß von den alten, völlig ausgestalteten Teilen neue und ganz andersartige Teile gebildet werden, bereitet besondere Schwierigkeiten, welche dadurch zu lösen versucht wurden, daß man ähnlich wie bei der Embryonalentwicklung die Potenzen der regenerierenden Zellen und Gewebe heranzog, die jedoch nicht so weitgehende, wie die der embryonalen Zellen wären (O. Hertwig, Maas). Ein näheres Eingehen auf diese und andere Erklärungsversuche, wie die gestaltende Wirkung von Rouxs Reserve-Idioplasma oder auf

Weismanns ebenfalls nur aus seiner Vererbungslehre verständliche Ersatzdeterminanten regenerierender Körperteile, ist hier leider unmöglich, nur soll noch betont werden, daß jene Faktoren offenbar unter dem Einfluß des ganzen Organismus stehen, von dem die bei der Regeneration verwendeten Zellen und Gewebe herstammen, wie dies auch schon vorher wiederholt ausgesprochen wurde. Dieser Einfluß ist unter Umständen recht deutlich wahrnehmbar und ihm ist auch jene regulierende Wirkung zuzuschreiben, welche Anlagen von anfangs geringer Größe, von abweichender und ungeeigneter Form durch nachträgliche Wachstums- und Umlagerungsvorgänge in ihre richtige und zum Gebrauch geeignete Gestalt und Größe bringt.

Diese mit der Regeneration verbundenen Umformungen und bis zu einem gewissen Grade die Ausgestaltung des Regenerats werden nicht allein durch das Wachstum und die letzteres veranlassende Zellvermehrung verursacht, sondern es finden Streckungen und andere Dimensionsänderungen statt, die auf verschiedenartigen Ursachen beruhen. Zum Teil dürfte es sich dabei um Druck- und Spannungszustände in den Geweben handeln, verursacht durch Flüssigkeitsdruck und Zirkulationsströmungen, zum Teil aber um solche, welche die Folge der mechanischen Bedingungen sind, unter welche die betreffenden Teile durch die Vornahme von Bewegungen gesetzt werden, gleichviel ob diese als Eigenbewegung der inneren Organe auftreten oder der Ortsbewegung dienen. Auf diesem Wege würde es zu funktionellen Regulationen als Ergebnis der Formveränderungen kommen, welche ihrerseits durch die infolge der Verletzung veränderten mechanischen Bedingungen im Körper hervorgerufen wurden. Wachstum und Richtung des Regenerats würden in gewisser Weise von jenen Spannungszuständen und diese wieder (wenigstens teilweise) von der Funktion der einzelnen Körperteile, besonders von ihren Bewegungszuständen abhängen. Diesen den Verlauf der Regeneration mitbestimmenden Faktoren ist in letzter Zeit vor allem von Child unter Zuhilfenahme geeigneter Versuche, besonders an Turbellarien und Polypen *(Cerianthus)* nachgegangen worden.

Im Zusammenhange damit sei ein anderes Moment kurz erwähnt, nämlich **die Energie der Regeneration**, mit welcher diese bei Verletzungen von verschiedener Intensität erfolgt. Abgesehen von der größeren Quantität des bei stärkerem Verlust zu Ersetzenden scheint die Regenerationsenergie mit der Größe des Verlustes und der Intensität der Schädigung des Körpers zu wachsen. Wenn einem Krebs gleichzeitig beide Scheren und die beiden letzten Gangbeinpaare weggenommen werden, so erfolgt die Regeneration energischer, als wenn ihm nur eine Schere abgeschnitten wurde (Zeleny 1905). Nach den ebenfalls von Zeleny an einem Schlangenstern, *Ophyoglypha lacertosa*, angestellten Versuchen wächst die Regenerationsenergie mit der Größe des Verlustes, d. h. die Regeneration eines Armes erfolgt rascher, wenn gleichzeitig mehrere Arme entfernt wurden, als wenn dies nur mit einem einzigen Arm geschah. Im letzteren Fall geht die Regeneration dieses einen Arms langsamer von statten. Seine hierauf bezüglichen Wahrnehmungen kleidet Zeleny in die Formel

$$\frac{En}{n} > E_1 \text{ oder } En > nE_1,$$

worin E_1 die Regenerationsenergie beim Ersatz des Armes bedeutet, wenn nur ein solcher verloren war, En die Energie beim Verlust von mehr als einem Arm und n die Zahl der in Verlust geratenen Arme darstellt.

Mit diesen an Krebsen und Echinodermen gemachten Erfahrungen stimmen diejenigen an Regenwürmern überein, bei denen in Verlust geratene verhältnismäßig geringe Partien des hinteren Körperendes nur langsam, größere und segmentreiche Stücke dagegen sehr rasch regeneriert werden und besonders an kleinen, aus einer geringen Zahl von Körperringen bestehenden Teilstücken in ganz kurzer Zeit lange, segmentreiche Regenerate hervorknospen (Fig. 57 S. 89). Auch kann eine so energisch verlaufende Regeneration gewissermaßen über ihr Ziel hinausschießen, indem sie mehr als die verloren gegangenen Teile liefert, wie dies gerade auch an den Schwanzregeneraten der Oligochaeten beobachtet wird, die länger und segmentreicher als das verloren gegangene Körperende werden können.

Auf dieses und ähnliches mußte bereits bei Besprechung mangelhafter und überzähliger Bildungen hingewiesen werden (vgl. oben S. 128).

Von den die Regeneration beeinflussenden inneren Faktoren lassen sich einige insofern etwas deutlicher fassen, als durch direkte Beobachtung festzustellen ist, daß beim Fehlen gewisser Organsysteme, z. B. der Chorda bei der Regeneration des Froschlarvenschwanzes, wie schon weiter oben erwähnt wurde, ein Ersatz der verloren gegangenen Teile nicht erfolgt. Am ausgeprägtesten zeigt sich die Erscheinung in der

Beeinflussung der Regenerationsvorgänge durch das Nervensystem.

In einem ihrer anscheinend markantesten Fälle mußte diese übrigens schon früher berührt werden (S. 119). Dort handelte es sich um den Ersatz des Dekapodenauges wieder durch ein solches beim Vorhandensein des Augenganglions und die Bildung einer Antenne an Stelle des exstirpierten Auges beim Fehlen des Augenganglions. Wenn das Ganglion opticum vom Auge unabhängig und dem Gehirn zugehörig wäre, würde dessen Einfluß auf den Verlauf der Regenerate hier sehr klar zutage liegen. Ähnliche Bedenken lassen sich auch in anderen Fällen nicht von der Hand weisen und dennoch wird man immer wieder zu der Annahme einer solchen Beeinflussung der Regenerationsvorgänge von seiten des Nervensystems gedrängt. Carrières ältere Versuche an Schnecken, scheinen dagegen zu sprechen, indem bei ihnen nach Entfernung der Fühler mit Auge und Augenganglion die Fühler mit den Augen neu gebildet wurden, doch wird man vor Abgabe eines endgültigen Urteils hierüber noch eingehendere Untersuchungen der dabei obwaltenden näheren Umstände abwarten müssen. Die an diesem Objekt wieder aufgenommenen Versuche von Černý erteilen bis jetzt über die recht bedeutungsvolle Frage noch keine Auskunft.

Bei seinen Transplantationsversuchen an Regenwürmern fand Joest (1897), daß an solchen Stellen, an denen die Bauchmarkenden nicht zur Verwachsung gelangten, sondern als Stümpfe frei endigten, Neubildungen auftraten, z. B. bei Vereinigung zweier Schwanzenden

an der Vereinigungsstelle zwei Köpfe gebildet wurden (Fig. 119, S. 191). Die beiden Ganglienketten suchen die ihnen fehlenden Teile des Systems zu ersetzen und sie sind es, welche die Neubildung der betreffenden Körperteile, in diesem Fall diejenige des Kopfes anregen. Auf Grund dieser Beobachtungen hält Joest das Nervensystem unter den die Regeneration bestimmenden Faktoren für einen ganz besonders wichtigen und Rabes (1901) schließt sich ihm darin ganz an, nachdem er am gleichen Objekt diese Untersuchungen fortgesetzt und erweitert hatte. Eigens darauf gerichtete Versuche von Morgan (1902) zeigten dann, daß die Neubildung eines Kopfes beim Regenwurm in der Tat vom Vorhandensein des Bauchmarks abhängig ist. Die Versuche wurden so angestellt, daß der Kopf abgeschnitten und dahinter noch ein bandförmiges Stück der Bauchwand mit dem betreffenden Teil des Bauchmarks entfernt wurde (Fig. 101), worauf nach geschehenem Wundverschluß und Verwachsen der Ränder die Bildung eines neuen Kopfes infolge der Abwesenheit des Nervensystems unterblieb, während sie sonst (bei Anwesenheit des Bauchmarks an der Schnittstelle) in dieser vorderen Körperregion einzutreten pflegt. Dagegen kann an dem jetzt weiter nach hinten gelegenen, freien Vorderende des Bauchmarks in ganz ähnlicher Weise, wie es Joest an den Bauchmarkstümpfen beobachtete, ein neuer Kopf hervorwachsen. Wenn durch geeignete Schnittführung zwei vordere Bauchmarkenden geschaffen wurden, konnten dementsprechend zwei neue Köpfe zur Ausbildung kommen. Diese und ähnliche Ergebnisse lassen sich zwar auch durch das „Prinzip der möglichsten Verwendung nächstverwandten Gewebes" erklären, wie Maas (1903) es tut, doch dürfte beim Vergleich mit

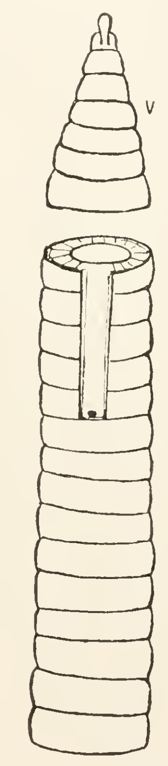


Fig. 101. Schematische Darstellung des vorderen Körperteils eines Regenwurms, dessen Vorderende (*v*) abgeschnitten und aus dessen Ventralseite vorn außerdem ein bandförmiges Stück mit dem Bauchmark herausgeschnitten wurde. Am Hinterende der Wunde als schwarzer Punkt die Schnittstelle des Bauchmarks; von der Bauchseite, das Vorderende von der Rückenseite gesehen (nach Morgan, 1902).

dem übereinstimmenden Verhalten ganz andersartiger Objekte die von Joest und Morgan vertretene Auffassung die näherliegende sein.

Eine Beeinflussung der Regeneration durch das Nervensystem zeigt sich auch bei den Planarien, deren Teilstücke leichter und rascher regenerieren, wenn sie die Gehirnganglien enthalten, als wenn dies nicht der Fall ist (R. Monti, Bardeen, Morgan). Es scheint, daß die Regeneration niemals eine ganz vollständige ist, wenn das Gehirn fehlt und jedenfalls kann dieses nicht mehr ersetzt werden, wenn es gänzlich entfernt wurde. Wenn auch Teile der vorderen, seitlichen und hinteren Körperregionen beim Fehlen der Kopfganglien wieder neugebildet werden können, so ist nach den Beobachtungen von Morgan und Child aus dem Unterbleiben gewisser Neubildungen dennoch eine Beeinflussung der Regenerationsvorgänge durch das Nervensystem zu entnehmen; so erfolgt zwar (bei *Leptoplana*) auch in Abwesenheit der Ganglien die Regeneration der Seitenteile, aber sie unterbleibt in der seitlichen Kopfregion. Ist auch gerade bei den Planarien die Wiederherstellung von Teilstücken ohne Ganglien hinsichtlich der äußeren Form wie der inneren Organisation eine recht weitgehende (Fig. 27, 28, 53 u. 56 S. 37, 84 u. 88) und werden an den hinter der Region des Gehirns entnommenen Stücken sogar die mit ihm in recht engem Zusammenhang stehenden Augen neugebildet, so scheint derartigen, aus gehirnlosen Teilstücken regenerierten Individuen doch keine dauernde Lebensfähigkeit beschieden zu sein. Nach Childs Auffassung übt das Zentralnervensystem bezw. das Gehirn auf die Regeneration der hinteren Körperpartien weniger einen „formativen" Einfluß aus; vielmehr ist es der bestimmende Faktor für die Funktion der betreffenden Teile und in der Tat reagieren hirnlose Teilstücke von Planarien auf äußere Reize viel weniger als solche, welche die Gehirnganglien noch besitzen. So möchte denn die Beeinflussung der Regeneration durch das Nervensystem in diesem Fall mehr eine indirekte als eine direkte sein.

Unter dem Gesichtspunkt einer Beeinflussung der Regeneration durch das Nervensystem hat man auch die Beobachtungen von King und Przibram an Echinodermen betrachtet, wonach bei *Asterias* die ventrale Armpartie, welche den radiären Nerv enthält, die Armober-

seite zu bilden vermag, die letztere jedoch nicht zur Neubildung der ventralen Seite befähigt ist. Desgleichen regenerieren nach Przibrams Darstellung bei *Antedon* wohl die das Zentralnervensystem enthaltenden Körperteile die übrigen; das Umgekehrte ist jedoch nicht der Fall.

Um noch einen ganz andersartigen Fall der vermutlichen Beeinflussung und Kontrolle der Regenerationsvorgänge durch das Nervensystem heranzuziehen, seien die Beobachtungen von E. B. Wilson über den schon früher (S. 102) besprochenen Austausch der verschiedenartig geformten Scheren zehnfüßiger Krebse erwähnt. Wilson, welcher den von Przibram beschriebenen und als kompensatorische Hypertrophie gedeuteten Austausch der Scheren bei der Regeneration bestätigen konnte, versuchte den Einfluß des Nervensystems auf diesen Vorgang dadurch zu ergründen, daß er nach Entfernung der Schere der einen Seite den Nerven derjenigen der anderen Seite durchschnitt und dadurch die Scherenvertauschung verhindern konnte, während diese dann eintrat, wenn die nervöse Verbindung vorher wieder hergestellt worden war, so daß also eine Beeinflussung des Scherenaustausches durch die Nerven zu bemerken wäre. Freilich erscheinen die Ergebnisse dieser Versuche wie die mancher anderen, bei denen der Einfluß des Nervensystems in Frage kommt, nicht völlig klar und einwandsfrei, wie sie denn auch durch Przibram eine zum Teil abweichende Deutung erfahren.

Eine gewisse Unsicherheit besteht bei der auch hinsichtlich der mit ähnlicher Fragestellung an Wirbeltieren vorgenommenen, zum Teil recht sinnreichen und in ihrem Ergebnis jedenfalls sehr interessanten Versuche. Diese beziehen sich größtenteils auf die Entwicklung des Schwanzes und der Gliedmaßen bei Amphibienlarven und ausgebildeten Tieren. So experimentierte G. Wolff an Tritonen in der Weise, daß er die Füße abschnitt und nach begonnener Regeneration das betreffende Stück der Wirbelsäule entfernte, worauf ein Stillstand im Verlauf der Entwicklung eintrat. Wenn diese später wieder einsetzte, so dürfte dies dadurch zu erklären sein, daß sich die vorher unterbrochene nervöse Leitung wieder hergestellt hatte. Auf einer Beeinflussung durch die erhalten gebliebenen peripheren Teile des Zentralnervensystems oder auf der Wirkung von Nerven-

anastomosen beruht es vielleicht auch, daß bei den von Barfurth an ausgewachsenen Axolotln und Froschlarven unternommenen Versuchen nach Zerstörung des Rückenmarks an den peripher von dieser Wundstelle gelegenen Teilen die Regeneration dort entfernter Teile eingeleitet wurde und ihren Fortgang nahm. Aus diesen Ergebnissen, zumal aus den an Froschlarven gewonnenen, könnte immerhin der Schluß gezogen werden, daß eine Beeinflussung der Regeneration durch das Zentralnervensystem nicht stattfinde. In der Tat zeigten Versuche von Harrison an Froschlarven, bei denen vor der Differenzierung des Muskel- und Nervensystems das Rückenmark ausgeschaltet wurde, daß auch ohne dieses die Differenzierung und weitere Ausbildung der Muskulatur in normaler Weise erfolgte. Durch Entfernung eines Vagusganglions wurde von Harrison ebenfalls an Froschlarven festgestellt, daß die bei der normalen Entwicklung der Seitenlinie auftretenden ontogenetischen Vorgänge, wie das Auswachsen der Anlage (Zellteilungen und Zellwucherung), Sonderung der Anlage in Zellgruppen, Bildung der einzelnen Sinnesorgane, Differenzierung in Sinnes- und Hüllzellen, auch ohne Einfluß des Nervensystems, in diesem Fall des Vagus, stattfindet. Hier scheint somit die Annahme keine Geltung zu haben, daß der formative Reiz des Nervensystems für die Hervorrufung der Entwicklungsvorgänge nötig sei.

Braus erzielte bei seinen Versuchen an Krötenlarven durch Implantation des Anlagematerials einer Extremität deren Ausbildung mit Skelett, Muskulatur und Gefäßen unter völliger Ausschaltung des zentralen Nervensystems und ohne jede Verbindung mit ihm. Wenn es sich bestätigt, daß in dieser überpflanzten Gliedmaßenanlage auch Nerven entstanden, die erst nachträglich mit dem Nervensystem des übrigen Körpers in Verbindung traten, so wäre dies höchst bedeutungsvoll für die wichtige und vielbesprochene Frage der Regeneration (und Entstehung) peripherer Nerven. Nach Bethe soll diese bekanntlich unabhängig vom Zentrum und dessen Ganglienzellen auch an Nerven vor sich gehen können, deren Verbindung mit den Zentralorganen unterbrochen war, so daß also die Bildung

der Nervenfasern durch Auswachsen von Ganglienzellen dabei nicht in Betracht käme, sondern ihre Entstehung von anderen Zellen her erfolgen müßte. Auf die betreffenden Versuche wird, soweit sie hier überhaupt berücksichtigt werden können, bei Besprechung der Transplantationserscheinungen noch zurückzukommen sein.

Um den Einfluß des Nervensystems auf die Entwicklungsvorgänge zu prüfen, durchschnitt J. Löb bei Larven von *Amblystoma* vor der Metamorphose das Rückenmark und fand, daß trotz der Lähmung der hinteren Körperpartie ihre Metamorphose sich in normaler Weise vollzog. Ebenso konnte Schaper an Froschlarven, denen er das Gehirn genommen hatte, feststellen, daß sie ihr Wachstum fortsetzten. Freilich haben diese und andere Versuche, welche gegen eine Beeinflussung der Entwicklungsvorgänge durch das Nervensystem zu sprechen schienen, auch eine von derjenigen ihrer Autoren abweichende Beurteilung erfahren. Jedenfalls zeigt sich bei derartigen Versuchen über die Ausschaltung des Nervensystems, wie bei den ebenfalls an Amphibien vorgenommenen Experimenten von Rubin, daß an enthirnten oder der betreffenden Nerven beraubten Individuen zwar anfangs die Regeneration des abgeschnittenen Schwanzes oder der Gliedmaßen so rasch und gut wie bei den normalen Kontrolltieren erfolgte, daß aber im letzteren Falle doch schließlich an der gelähmten Seite die Regeneration zurückbleibt und das Nervensystem auf die Dauer doch wohl nicht entbehrt werden kann, wenn die Regenerationsvorgänge in normaler Weise zu Ende geführt werden sollen. In ähnlicher Weise lassen sich auch die neueren Versuche von Hines deuten und E. Godlewski fand bei seinen an verwandten Objekten vorgenommenen Versuchen über die Schwanzregeneration (bei Tritonen), daß zum normalen Verlauf der Regenerationsvorgänge das Zentralnervensystem unumgänglich notwendig sei[21]).

Die Amphibien und Amphibienlarven erscheinen zur Prüfung der Bedeutung des Nervensystems für die Regenerationsprozesse, wie sich schon aus dem Vorhergehenden ergibt, als besonders geeignete und daher sehr beliebte Objekte, wie denn auch Goldstein auf Grund seiner an Molch- und Froschlarven ausgeführten Untersuchungen

zu dem Ergebnis kam, daß „in einer gewissen frühen Entwicklungsperiode sämtliche Organe sich unabhängig vom Zentralorgan kraft einer ihnen immanenten Energie entwickeln und daß in einer entsprechenden Periode auch die regeneratorischen Vorgänge unabhängig vom Zentralorgan vor sich gehen. . . Im Lauf der Entwicklung bildet sich aber eine immer größere Abhängigkeit der Organentwicklung von der Intaktheit des Nervensystems heraus und dessen Einfluß auf den Verlauf der Regeneration wird in gleicher Weise von zunehmend größerer Bedeutung.“ Schließlich erscheint im allgemeinen während des postembryonalen Lebens sowohl für die normale Erhaltung der Organe wie für einen regulären Ablauf der regeneratorischen Vorgänge der Zusammenhang mit dem intakten Zentralnervensystem als notwendig.

Die größtenteils an Amphibienlarven gewonnenen Erfahrungen lassen sich mit Goldsteins Ergebnissen dahin zusammenfassen: „Im Stadium der organbildenden Entwicklung (Roux) verlaufen im allgemeinen die normalen Entwicklungsvorgänge wie die regeneratorischen Vorgänge in völliger Unabhängigkeit vom Zentralnervensystem. Im Stadium der funktionellen Entwicklung ist für beide Vorgänge ein deutlich ausgesprochener Einfluß von seiten des Zentralnervensystems vorhanden“. Diese Ergebnisse zeigen eine gewisse Übereinstimmung mit den vorher besprochenen, an wirbellosen Tieren gewonnenen und lassen sich wenigstens bis zu einem gewissen Grade mit ihnen vereinigen, indem hier wie dort nicht nur eine Beeinflussung der Regenerationsvorgänge durch das Nervensystem festzustellen ist, sondern diese auch mehr nach der Seite der „funktionellen Entwicklung“ zu gehen scheint.

Im Anschluß an die Betrachtungen über die Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration sei eines anderen Faktors kurz gedacht, nämlich des Fortpflanzungszustands regenerierender Tiere[22]. Zwar gibt es hierüber noch wenige systematisch angestellte und verläßliche Beobachtungen, doch liegt in gewissen Fällen die

Beeinflussung der Regeneration durch den Fortpflanzungszustand,

sowie durch die Entwicklungsstufe oder das Fehlen des Genitalsystems auf der Hand. Die bekanntesten von ihnen gehören dem letzteren Zustand an und bestehen in dem Fehlen oder der mangelhaften Ausbildung des Geweihes kastrierter Hirsche oder anderer Cerviden. Werden junge Tiere kastriert, die noch keine Stirnzapfen zur Ausbildung brachten, so unterbleibt die Entwicklung des Geweihes; erfolgt die Kastration an Tieren mit ausgebildetem Geweih, so wird dieses abgeworfen. Bei gänzlicher oder teilweiser Rückbildung der Hoden kommen krüppelhafte oder sonstwie mißbildete Geweihe zur Entwicklung. Das Geweih stellt einen (sekundären) Geschlechtscharakter der betr. Tiere dar und daß dieser von einer Änderung im Zustand des Genitalsystems beeinflußt wird, ist begreiflich. Diese Art der Beeinflussung eines (repetierenden) Regenerationsvorgangs ist somit dem Zurücktreten der Geschlechtscharaktere zu vergleichen, wie es von verschiedenen Haustieren eine bekannte Erscheinung ist (man vgl. hierzu die von C. Herbst gegebene Darstellung über den Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die Ausbildung der sekundären und primären Sexualcharaktere. Formative Reize 1901).

Die naheliegende Vermutung, daß nach Entfernung der Keimdrüsen bei regenerationsfähigen Tieren eine Regeneration verloren gegangener Teile ausbleiben würde, erfährt durch die Tatsachen keine Bestätigung. Tornier prüfte sie in der Weise, daß er kastrierten Tritonenweibchen eine oder beide Hinterbeine abschnitt, wobei sich ergab daß die Regeneration in derselben Zeit und ebenso normal vor sich ging, wie bei denjenigen Tieren, die in ihrem Genitalsystem nicht gestört waren.

Eine Beziehung zwischen Regenerationsfähigkeit und Fortpflanzungszustand kann sich auf die Weise zeigen, daß bei Tieren, die sonst durch ein großes Regenerationsvermögen ausgezeichnet sind, dieses mit dem Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung stark zurück geht, wie Harper dies bei einem limicolen Oligochaeten (*Stylaria lacustris*) beobachtete. Es ist von Interesse, daß dieses Zurücktreten der Regeneration zusammenfällt mit demjenigen der un-

geschlechtlichen Fortpflanzung, wie dies auch bei anderen Tieren beobachtet wird. Bei dem durch ein besonders weit gehendes Regenerationsvermögen ausgezeichneten und sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehrenden *Lumbriculus* sind Geschlechtsindividuen außerordentlich selten und es mag sein, daß sie nur zu bestimmten Zeiten, abwechselnd mit den sich durch Teilung fortpflanzenden Individuen auftreten. Bei *Ctenodrilus*, dessen Teilungsvermögen ganz besonders stark entwickelt ist (Fig. 34, S. 44), fand Graf Zeppelin niemals Geschlechtstiere auf und von anderen Anneliden, z. B. den Syllideen, ist es bekannt, daß eine ungeschlechtliche die Geschlechtsgeneration durch Teilung aus sich hervorgehen läßt, beide also miteinander abwechseln. Auch bei den mit der Fähigkeit ungeschlechtlicher Vermehrung ausgestatteten Turbellarien, vor allem den Mikrostomiden (Fig. 32, S. 43) tritt zur Zeit der Teilung die geschlechtliche Fortpflanzung zurück, bezw. es findet das Umgekehrte statt. Übrigens verhält sich dies nicht immer so, sondern Tiere, die sich im geschlechtsreifen Zustand befinden, können sich auch auf ungeschlechtlichem Wege vermehren. Es sei an die Hydroidpolypen, Bryozoen und Tunicaten erinnert. Freilich handelt es sich dann meistens um die Bildung von Knospen an dem gleichzeitig mit Geschlechtsindividuen versehenen Stock, doch kann auch das Einzelindividium gleichzeitig der geschlechtlichen wie ungeschlechtlichen Fortpflanzung obliegen und insofern auch regenerationsfähig sein, wie dies von *Hydra* bekannt ist (Fig. 102). Allerdings trifft man bei den Süßwasserpolypen für gewöhnlich entweder knospende oder Individien mit Geschlechtsorganen an und wenn sich beiderlei Fortpflanzungsarten zwar nicht ausschließen, so scheinen doch auch für diese sehr einfachen Tierformen die Verhältnisse im ganzen ähnlich zu liegen, wie es vorher für verschiedene höher organisierte Tiere festgestellt wurde.

Wieder drängt sich hierbei der Vergleich mit den Pflanzen auf, von denen schon früher (S. 6, 9 u 101.) bemerkt wurde, daß sie gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten der Tiere auch im erwachsenen und geschlechtsreifen Zustand durch den Besitz embryonaler und bildungsfähiger Zellen und Zellenkomplexe ausgezeichnet sind, welche sie zur Hervorbringung von mehr oder weniger weit gehenden Neu-

bildungen befähigen. Im Hinblick auf die vorhergehenden Betrachtungen erscheint es sehr bemerkenswert, daß die Art dieser Neubildungen von dem Zustand abhängen kann, in welchem sich die Pflanze oder der Pflanzenteil befindet, von welchem sie ausgehen.

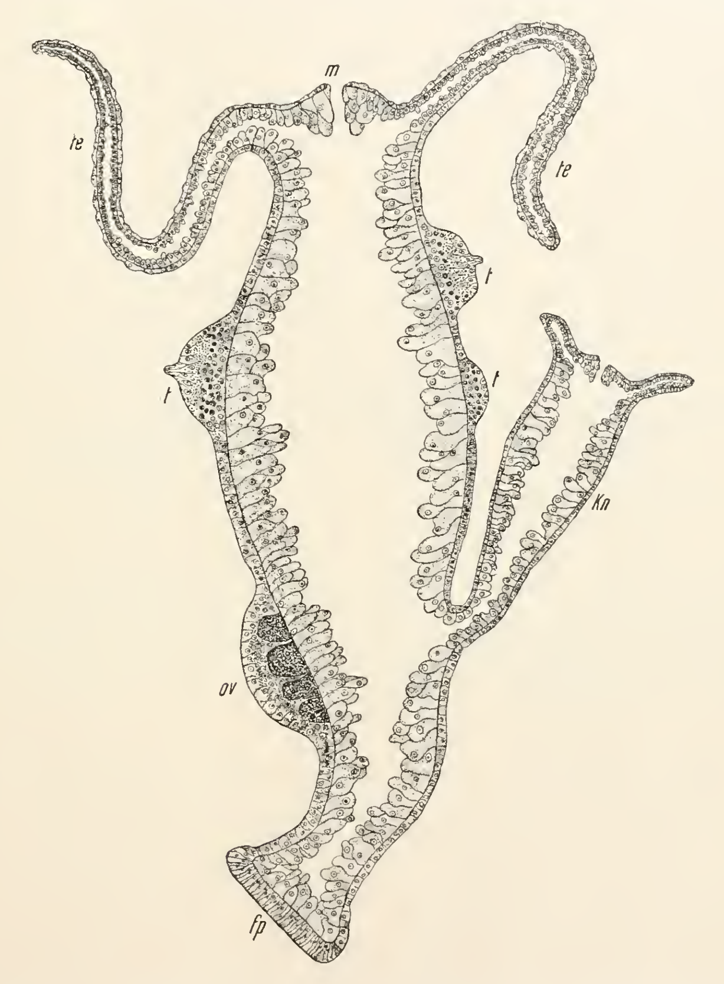


Fig. 102. Längsschnitt einer *Hydra* mit Knospe (*kn*), mehreren Hoden (*t*) und einem Eierstock (*ov*), also gleichzeitig im geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzungszustand (nach Aders), *fp* Fußplatte, *m* Mund, *te* Tentakeln.

Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung die von Goebel an einer Gesneriacee (*Achimenes*) angestellten Versuche. Blattstecklinge dieser Pflanze, welche am Anfang der Vegetationsperiode hergestellt werden, bilden blattragende Adventivsprosse, die nach einiger Zeit

zur Blattbildung schreiten (Fig. 103 *C*). Weit früher tun dies in vielen Fällen solche Adventivsprosse, welche Blättern von blühenden Pflanzen entnommen sind (Fig. 104); werden aber Blätter verwendet, die am Ende ihrer Vegetationsperiode stehen, so bilden sich die Adventivsprosse zu den für die Pflanze eigentümlichen Zwiebelsprossen aus, welche der Überwinterung dienen; dabei fehlt es nicht an Übergangsformen von den Laubsprossen zu diesen Gebilden (Fig. 103 *A*—*C*).

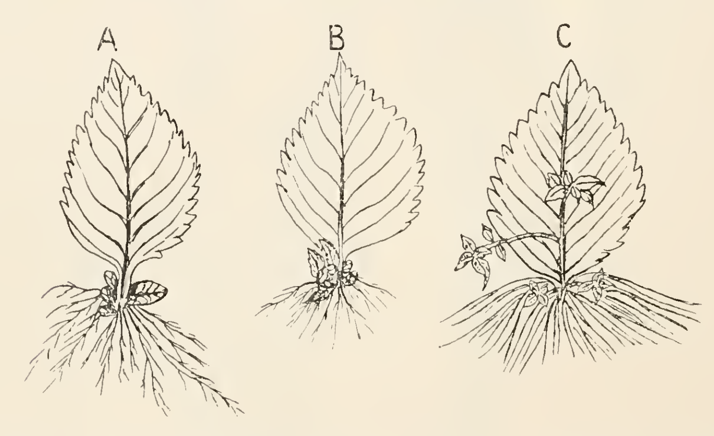


Fig. 103. Blätter von *Achimenes* (Gartenhybride) als Blattstecklinge benutzt. A und B am Ende der Vegetationsperiode ausgelegt, A mit einer Anzahl von Zwiebelsprossen, B mit einem Adventivsproß, der nach Bildung von 3 Laubblättern zur Zwiebelbildung überging, daneben einige kleinere Zwiebelsprosse. C Blatt am Anfang der Vegetationsperiode ausgelegt mit Adventivsprossen (als Laubsprosse) an der Basis und (auf der Ober- und Unterseite) der Blattspreite (nach Goebel 1905).

Hier sieht man also die Natur der Neubildung durchaus von dem Zustand des sie hervorbringenden Organismus abhängen. Daß sie auch mit von der Stellung bestimmt wird, welche der betreffende regenerierende Teil an der Pflanze, von welcher er abgelöst wurde, einnahm, erscheint naheliegend und wurde von H. Winkler für die losgelösten und für sich eingepflanzten Blätter von *Passiflora* (bei den schon früher S. 7 erwähnten Regenerationsversuchen) erwiesen. Die Qualität der von diesen Blättern hervorgebrachten Neubildungen (Art der Sprosse, Form der Blätter) entsprechen der früheren Stellung an der Pflanze.

Die im Hinblick auf den Fortpflanzungszustand angestellten Betrachtungen führen hinüber zu den Beziehungen zwischen

Regeneration und Alter

der Tiere[22]. Im allgemeinen pflegt das Regenerationsvermögen in der Jugend der Tiere oder während ihrer Entwicklung ein besseres zu sein und mit dem zunehmenden Alter mehr zurückzutreten. Körperteile, die in der Jugend lebhaft regenerationsfähig sind, zeigen diese Eigenschaft später nicht mehr im gleichen Maße oder verlieren ihr Regenerationsvermögen völlig. So war es bereits Spallanzani bekannt, daß junge Salamander in ganz kurzer Zeit und in wenigen Monaten mehrmals hintereinander ein oder mehrere abgeschnittene Beine zu ergänzen vermögen, während bei einem alten Salamander der Ersatz eines Beines länger als ein Jahr dauern kann. Die Fische besitzen im ausgebildeten Zustand kein großes Regenerationsvermögen und dieses scheint sich größtenteils auf die Flossen zu beschränken; in der Jugend, d. h. bald nach dem Ausschlüpfen sind sie jedoch (nach Nusbaums Beobachtungen) in der Lage, recht beträchtliche Teile ihres Körpers neu zu bilden. Die Vögel, bei denen das Regenerationsvermögen, wie überhaupt bei den höheren Wirbeltieren sehr zurücktritt (von der, wie es scheint, nicht allzu häufigen Schnabelregeneration kann dabei abgesehen werden), zeigen nach den von Barfurth und Kopsch angestellten Versuchen wenigstens im Embryonalzustand immerhin eine ziemlich beträchtliche Regenerationsfähigkeit einzelner Organe. — Tiere, welche wie viele Insekten schon infolge ihrer kurzen



Fig. 104. *Achimenes Haageana* (Gartenbastard); Blattsteckling einer blühreifen Pflanze; am basalen Ende des abgeschnittenen Blattstiels ein Adventivsproß, der sofort zur Blütenbildung schritt (nach Göbel, 1898).

Lebensdauer kein oder nur ein recht unvollkommenes Regenerationsvermögen besitzen, können als Larven einzelne Körperteile neubilden. Die Larve des Mehlkäfers regeneriert nicht nur einzelne Gliedmaßen, sondern auch die Fühler und Teile des Kopfes (Tornier, Werber). Bei den Schmetterlingen, die im ausgebildeten Zustand wohl kaum ein irgendwie erhebliches Regenerationsvermögen aufweisen dürften, sind sogar die ruhenden Entwicklungszustände (Puppen) in der Lage verloren gegangene Segmente ihres Körpers neu zu bilden (Hirschler). Auch für die Froschlarven gilt der Satz, daß sie um so besser regenerieren, je jünger sie sind und daß ihre Regenerationskraft gegen das Ende der Larvenzeit immer mehr zurücktritt (Barfurth, A. Bauer).

Der Einfluß des Alters auf die Regeneration wird in recht drastischer Weise durch die Ergebnisse neuerer Versuche erläutert, welche Kammerer an Amphibienlarven anstellte. Sog. neotenische, d. h. solche Larven von Fröschen und Molchen, welche ein oder mehrere Sommer im Larvenzustand überdauerten, vermögen die verlorenen Hintergliedmaßen nicht mehr zu erneuern, obwohl dies bei gewöhnlichen Larven im gleichen Entwicklungsstadium ohne Schwierigkeit geschieht.

Die Bildungsfähigkeit der Organe und Gewebe in verschiedenem Entwicklungszustand und deren Einfluß auf Verlauf und Möglichkeit der Regeneration ergibt sich aus Versuchen Barfurths an Axolotl-Larven. Er beobachtete nämlich, daß bei sehr jungen Larven die Neubildung der Chorda direkt von seiten der Chordazellen erfolgte, daß diese aber allmählich ihre Bildungsfähigkeit einbüßen, während diejenige der Chordascheide noch länger erhalten bleibt, so daß die Neubildung von Chordazellen und skeletogener Substanz von ihr ausgeht. Der Einfluß des Alters auf die Regenerationsfähigkeit einzelner Gewebsschichten tritt hier sehr deutlich hervor. Ähnliches ist aus der großen Zahl von Versuchen bekannt, welche an Larven und Embryonen sehr verschiedener Tierarten angestellt wurden und die Abnahme der Bildungsfähigkeit der Zellen, Zellenkomplexe und Organanlagen mit ihrer fortschreitenden Ausbildung und Differenzierung ergaben.

Ein recht verschiedenartiges Verhalten im Verlauf der Regeneration in differenten Altersstadien zeigte sich bei den (S. 97) schon erwähnten Versuchen von Driesch an Ascidien, indem mittelgroße und kleine Clavellinen jenen eigenartigen Einschmelzungs- und Verjüngungsprozeß durchmachen, um dadurch den Organismus wieder aufzubauen, während die Neubildungsvorgänge an großen Individuen unter Vermittlung einer Regenerationsknospe als „echte Regeneration" erfolgen. Freilich ist dies eine Form des Ersatzes, welche sich infolge der Eigenart ihres Verlaufs nicht ohne weiteres mit anderen Regenerationsprozessen und deren Beziehungen zum Ausbildungszustand der betreffenden Tiere vergleichen läßt.

Wenn bei manchen Tieren, wie bei den Seesternen, die ausgebildeten Individuen eine größere Regenerationskraft als die Jugendstadien zu besitzen scheinen, so könnte dies, wenn es sich überhaupt so verhält, daran liegen, daß die Organisation der unter ganz abweichenden Verhältnissen lebenden Larven eine von derjenigen der ausgebildeten Tiere recht verschiedene ist.

Regeneration und Ernährung.

Die Ernährung scheint im allgemeinen nur einen geringen, häufig gar keinen Einfluß auf die Einleitung und den Fortgang der Regenerationsprozesse auszuüben, wie man dies ziemlich übereinstimmend für hochorganisierte wie für niedere Tiere (Amphibien, Anneliden, Planarien, Polypen) feststellen konnte. Zwar geht bei Planarien, die infolge monatelangen Hungerns (nach den Versuchen von Lillie und Morgan) ihr Körpervolumen außerordentlich stark verringert hatten, die Regeneration langsamer als bei gut genährten Tieren vor sich, aber sie regenerieren dennoch wie diese. Sehr reichlich gefütterte Planarien regenerieren im Gegenteil gar nicht besonders rasch und Bardeen fand, daß solche Würmer, die einige Tage ohne Nahrung gelassen wurden, schneller regenerieren als andere, die kurz bevor sie in einzelne Stücke zerschnitten worden waren, Nahrung aufgenommen hatten. Tatsache ist jedenfalls, daß Polypen und Anneliden, denen der Kopf abgeschnitten wurde und die somit zur Nahrungs-

aufnahme nicht befähigt sind, Regenerate bilden und daß dies ganz ebenso bei solchen Teilstücken von Polypen, Planarien und Anneliden der Fall ist, welche der Mitte des Körpers oder einer Region entnommen sind, die keine Mundöffnung enthält. Daß die von solchen Stücken, z. B. eines Regenwurms, ohne jede Nahrungsaufnahme produzierte Masse an Zellen, Geweben und Organen eine sehr bedeutende sein kann (Fig. 56 u. 57, S. 89 u. 94) wurde schon bei Besprechung jener Erscheinungen hervorgehoben, wie bereits früher von Roux (1893) auf die infolge der mangelnden Nahrungszufuhr nötige und tatsächlich eintretende Umordnung und Umdifferenzierung der Zellen bei derartigen Vorgängen, besonders bei der Regeneration von Teilstücken der *Hydra* hingewiesen worden war[22]).

Von anderen inneren Faktoren der Regeneration spielen gewiß noch solche chemo- oder organotaktischer Natur eine Rolle; es soll von ihnen, soweit sie hier in Frage kommen, noch bei Besprechung der Transplantationserscheinungen (S. 187) die Rede sein, jetzt sind noch

die äußeren Faktoren der Regeneration

einer kurzen Betrachtung zu unterziehen. Es wird dabei von denjenigen äußeren Faktoren abzusehen sein, welche als mechanische und andere Ursachen (Zug, Druck etc.) die Verletzung hervorbringen, vielmehr sollen nur die längere Zeit oder dauernd wirkenden Faktoren, wie Temperatur, Licht, Änderungen in der Beschaffenheit des umgebenden Mediums, Schwerkraft- und Kontaktwirkung herangezogen werden[23]).

Die Beeinflussung der Regeneration durch die **Temperatur** ist eine bekannte Erscheinung. An besonders gut regenerationsfähigen Tieren, wie Polypen, Planarien, limicolen und terricolen Oligochaeten kann man leicht beobachten, daß die Regeneration (beim Halten in kühlen Räumen) im Winter langsamer als im Sommer vor sich geht und daß sie beschleunigt wird, wenn man die Tiere im warmen Zimmer hält. Auf den Einfluß der Temperatur bezügliche genauere Beobachtungen wurden an verschiedenen Tieren angestellt und er-

gaben, daß Amphibienlarven bei 10° C fast überhaupt nicht, bei 28° C hingegen sehr schnell regenerieren (Barfurth). Eine gewisse mittlere Temperatur ist dabei gewiß von Bedeutung und sie zusammen mit anderen äußeren Lebens- und Entwicklungsbedingungen spielte sicher eine Rolle, wenn A. Bauer bei Froschlarven von gleichen Altersstadien im April und Mai eine größere Regenerationsfähigkeit als im Juni und besonders im Juli feststellen konnte.

Für den grünen Süßwasserpolypen vermochte F. Peebles nachzuweisen, daß eine Temperatur von 26—27° C für den guten und raschen Verlauf der Regeneration günstiger ist als eine solche von 28—30° C; beim Steigen der Temperatur bis 32° wird das Ergebnis ungünstiger und noch mehr über 32° C hinaus. Planarien, speziell *Planaria torva*, können nach den Beobachtungen von Lillie und Knowlton noch bei einer Temperatur von 3° C regenerieren, doch ist dies die niederste Grenze; das Optimum beträgt für diesen Wurm 29,7° C. Mit 31 und 32° verlangsamt die Regeneration bereits auffällig, bei 33° ist sie schon sehr unvollkommen und bei 34° hört sie ganz auf; die Planarien sterben bei einer Temperatur von 33 und 34° C übrigens bald ab. Bei diesen und gewiß auch bei anderen sehr regenerationsfähigen Tieren dürften die Grenzen der Regenerationsmöglichkeit ungefähr mit denen der Lebensfristung zusammenfallen.

Auch das **Licht** übt einen gewissen Einfluß auf die Regeneration aus, wenn es allerdings auch nicht immer, d. h. nicht bei allen Tieren zu wirken scheint. Besonders bekannt sind in dieser Beziehung Loebs Versuche an Hydroidpolypen. Danach sollten an Kolonien von *Eudendrium racemosum*, die ihre Polypen verloren haben, deren Neubildung bei Belichtung nicht aber im Dunklen erfolgen. Stöcke, welche anfangs im Dunklen gehalten wurden und hier keine Polypen erzeugten, gingen bald, nachdem sie ins Licht gebracht wurden, zur Polypenbildung über. Eine Beeinflussung der Regenerationsvorgänge am Polypenstöckchen durch die Lichtwirkung wurde auch von F. Peebles festgestellt, indem bei *Eudendrium*, *Tubularia* und *Pennaria* in der Dunkelheit eine Verzögerung oder Abnahme der Polypenbildung zu bemerken war. Diese soll hingegen bei anderen Hydroidpolypen (*Bougainvillia* und im gewissen Sinn auch bei *Tubu-*

laria) durch den Lichtmangel nicht beeinflußt werden. An *Hydra* stellte King eine gewisse Beeinflussung der Regenerationsvorgänge durch das Licht insofern fest, als Polypen, welche während der ganzen Zeit ihrer Regeneration im Dunklen gehalten werden, weniger Tentakeln zur Ausbildung bringen, als dies unter dem Einfluß des Lichtes der Fall ist[23]).

Die früheren Befunde über die Beeinflussung der Regeneration durch das Licht erfahren eine gewisse Einschränkung und Ergänzung durch neuere Untersuchungen von Goldfarb (1906), die bezüglich der Lichtwirkung auf derartige Neubildungsvorgänge zu recht bemerkenswerten Ergebnissen führten. Danach werden von *Eudendrium ramosum* zwar im Dunklen die verlorenen Köpfchen wieder neu gebildet, aber es ist von Bedeutung, ob das Stöckchen nach ihrem Verlust einer kurzen Belichtung ausgesetzt worden war oder nicht. Im letzteren Fall wird die Erzeugung neuer Polypen nach einer Reihe von Tagen eingestellt und sie beginnt erst wieder, wenn das Stöckchen eine neue Belichtung erfuhr. Diese braucht nur ganz kurz zu sein; eine Belichtung von 12 Minuten genügt schon, um das Stöckchen zu neuer Polypenbildung anzuregen und das gleiche läßt sich später, wenn die Polypenbildung nachläßt, noch mehrmals wiederholen. Ebenso können Kolonien von *Pennaria tiarella*, welche binnen 48 Stunden im Dunklen ihre Köpfchen verloren haben und zu deren Neubildung nicht imstande sind, falls der Aufenthalt im Dunklen nicht allzulange dauerte (wie bei *Eudendrium*), nach drei- bis vierstündiger heller Belichtung zur Regeneration von Polypenköpfchen angeregt werden. Der in diesen Fällen durch das Licht ausgeübte Reiz und die von ihm ausgehende Anregung zu Neubildungen erscheint von ganz besonderem Interesse und verdient entschieden, weiter verfolgt zu werden.

Durch Loeb war auch die Einwirkung verschiedenfarbigen Lichts auf die Polypengeneration bei *Eudendrium* geprüft worden und er wurde durch diese Versuche zu dem Ergebnis geführt, daß die stärker brechenden Strahlen des blauen Lichts die Neubildungen befördert, während rotes Licht wie Dunkelheit wirken solle. Peebles fand dagegen, daß blaues, grünes, gelbes und rotes Licht die Hydranthen-

bildung bei verschiedenen Hydroidpolypen (*Pennaria, Tubularia, Podocoryne, Bougainvillia*) nicht beeinflusst. — Radiumstrahlen sollen nach den Versuchen von Schaper wie auf die ontogenetischen, so auch auf die regenerativen Vorgänge eine hemmende Wirkung ausüben.

Es wurde bereits erwähnt, daß bei manchen Tieren die Abwesenheit des Lichts keinen Einfluß auf den Verlauf der Regenerationsvorgänge zu haben scheine und daß diese im Dunkeln ebenso wie im Hellen verliefen, wie dies z. B. auch bei der Augenregeneration der Dekapoden nach C. Herbsts Untersuchungen der Fall ist. Im Ganzen ist freilich noch zu wenig sicheres über den Einfluß des Lichtes auf die Regenerationsvorgänge bekannt und man wird darüber erst die Ergebnisse weiterer Untersuchungen abzuwarten haben.

Eine Beeinflussung der Regeneration durch **Änderungen in der Beschaffenheit des umgebenden Mediums** dürfte hauptsächlich bei wasserlebenden und besonders bei solchen Tieren in Betracht kommen, welche als festsitzende Formen sich einem Wechsel in der Beschaffenheit des Wassers nicht zu entziehen vermögen. Geprüft wurde sie ebenfalls durch J. Loeb, der Stammstücke von *Tubularia* in Seewasser von verschiedener Konzentration brachte und an ihnen feststellte, daß sie nicht im Seewasser von gewöhnlicher Beschaffenheit (3,8 %), sondern in ziemlich stark verdünntem Seewasser (2,2 %) das größte Wachstum zeigten, vorausgesetzt, daß die Verdünnung nicht eine gewisse Grenze überschritt. In konzentrierterem Seewasser nimmt das Wachstum allmählich ab und ist bei einer Konzentration von 5,1 % fast gleich Null. Polypenbildung findet dann noch statt, aber bei 5,4 % hört auch diese auf. Für das Wachstum sind nach Loebs Anschauung gewisse Spannungsverhältnisse im Körper und seinen Zellen erforderlich, welche mit auf der osmotischen Wasseraufnahme der Zellen und demnach auch auf der Beschaffenheit des umgebenden Mediums, der Konzentration des Seewassers, beruhen. Somit ist „das Wachstum und die Regeneration bei Tubularia wie bei den Pflanzen von der Wasseraufnahme abhängig in dem Sinne, daß durch eine verstärkte Wasseraufnahme der Zuwachs verstärkt, während er durch Herabsetzung der Wasserzufuhr verringert wird.“

Mit zunehmender Konzentration einer Salzlösung nimmt deren Absorptionsfähigkeit für Sauerstoff ab und es wäre denkbar, daß auch dieser Faktor in Betracht käme, doch möchte Löb selbst dies kaum annehmen, da die Differenzen bei den in Frage kommenden Konzentrationsgraden zu geringe sein dürften. Dagegen stellte er Versuche an, um den direkten Einfluß des Sauerstoffmangels auf Wachstum und Regeneration zu erweisen, indem er ein Stammstück von *Tubularia* mit einem Ende in eine mit Seewasser gefüllte Flasche brachte und das andere Ende aus deren ziemlich dicht anschließendem Hals frei in das umgebende Seewasser hervorragen ließ. Daß sich wohl am freien, ganz ausnahmsweise aber am eingeschlossenen Ende ein Köpfchen bildete, erklärte Löb aus dem zu geringen Sauerstoffgehalt im Gefäß, für welche Annahme ihm zu sprechen schien, daß an dem vorher eingeschlossenen Ende ein Köpfchen zur Ausbildung kam, wenn das Stammstück herausgenommen und in frisches Wasser gebracht wurde.

In ähnlicher Weise, wie (besonders durch die ausgedehnten Versuche von Herbst) für die im Seewasser lebenden Tiere festgestellt wurde, daß für ihre Entwicklung und ihr Wachstum gewisse Stoffe unerläßlich sind, so gilt dies auch für die regenerativen Vorgänge. Für *Tubularia* konnte Loeb nachweisen, daß die Salzlösung, in welcher sie regenerieren und wachsen soll, Kalium und Magnesium enthalten muß, doch in der richtigen Menge, denn schon ein recht geringer Überschuß von Chlorkalium hebt das Wachstum und bald auch die Regenerationsfähigkeit auf. In letzterer Hinsicht wurden auch Versuche an Süßwasser-Anneliden unter Zusatz von geringen Kochsalzmengen zum Wasser (vor J. L. Frazeur nach Davenports Mitteilung) ausgeführt, wobei sich jedoch bald eine Abnahme der Regenerationsfähigkeit ergab. Freilich waren die Bedingungen, unter denen dies geschah, nicht besonders natürliche, so daß sich kaum bestimmtere Schlüsse daraus ziehen lassen.

Von den äußeren Faktoren, welche die Regeneration beeinflussen, sind besonders im Hinblick auf die bereits früher (S. 105) besprochene Polarität des Körpers die **Kontakt- und Schwerkraftwirkung** von Bedeutung[23]). Auch in dieser Beziehung haben wir uns wieder an

die höchst erfolgreichen Versuche von Loeb zu halten, welche naturgemäß ebenfalls an festsitzenden Tieren und speziell an den für solche Versuche sehr geeigneten Hydroidpolypen angestellt wurden.

Hinsichtlich der **Kontaktwirkung** sei zunächst das schon früher erwähnte Beispiel der *Tubularia* herangezogen, bei welcher ein mit beiden Enden frei im Wasser aufgehängtes Stammstück sowohl am apikalen wie am basalen Ende ein Köpfchen hervorbringen kann (Fig. 72 S. 113). Wenn aber das Stammstück so orientiert wird, daß sein basales Ende mit einem festen Körper in Berührung kommt, so entwickeln sich an diesem Ende Wurzeln. Am apikalen Ende geschieht dies jedoch nicht, wenn es in gleicher Weise an den festen Körper angelegt wird; dagegen bildet es, in den Sand des Bodens gesteckt, kein Köpfchen, während ein solches an dem frei ins Wasser ragenden basalen Ende entwickelt wird. Noch deutlicher kommt die Kontaktwirkung bei *Margelis* und *Pennaria* zum Ausdruck, indem Zweige vom Stock dieser Hydroidpolypen, auch wenn sie am apikalen Ende mit festen Gegenständen in Berührung gebracht werden, selbst an diesen, d. h. an den Spitzen der Zweige, Wurzeln hervorsprossen lassen (Fig. 105). Man sieht, daß der Effekt dieser Versuche ein ganz ähnlicher ist, wie bei den früher geschilderten Umkehrungsversuchen an Pflanzen (S. 107 ff.); ob sie verhältnismäßig von ebenso geringer Dauer sind, ließe sich erst durch längere Fortsetzung der Beobachtungen entscheiden. Jedenfalls handelt es sich hier wohl kaum wie dort um besondere, bereits vorhandene Anlagen zur Ausbildung der nicht an den betreffenden Ort gehörigen Organe. Die Vorgänge sind hier andere, wie schon daraus herausgeht, daß nach Loebs Beobachtung an einem umgekehrt aufgestellten Zweig von *Campanularia* die den Boden berührenden Köpfchen zurück-

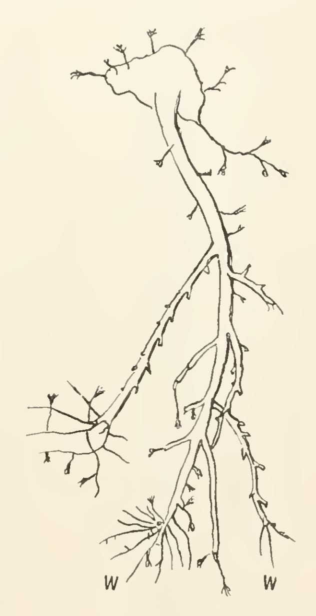


Fig. 105. *Margelis carolinensis*, ein Stück des Stockes umgekehrt aufgestellt; unten an den Zweigspitzen entstehen Wurzeln (*w*), an anderen Stellen Polypen (nach J. Loeb, 1893).

gebildet, d. h. wahrscheinlich umgearbeitet und in die Zellenmasse des Stammes einbezogen werden. Wenn eine solche, nach dem früher (S. 89, 94 ff.) Mitgeteilten nicht unwahrscheinliche Umarbeitung und weitere Verwendung des Materials von Teilen des Körpers, die an der betreffenden Stelle nicht mehr gebraucht werden, möglich ist, so gewinnt damit auch die dauernde Lebensfähigkeit der umgekehrt orientierten Tiere oder Tierstöcke an Wahrscheinlichkeit.

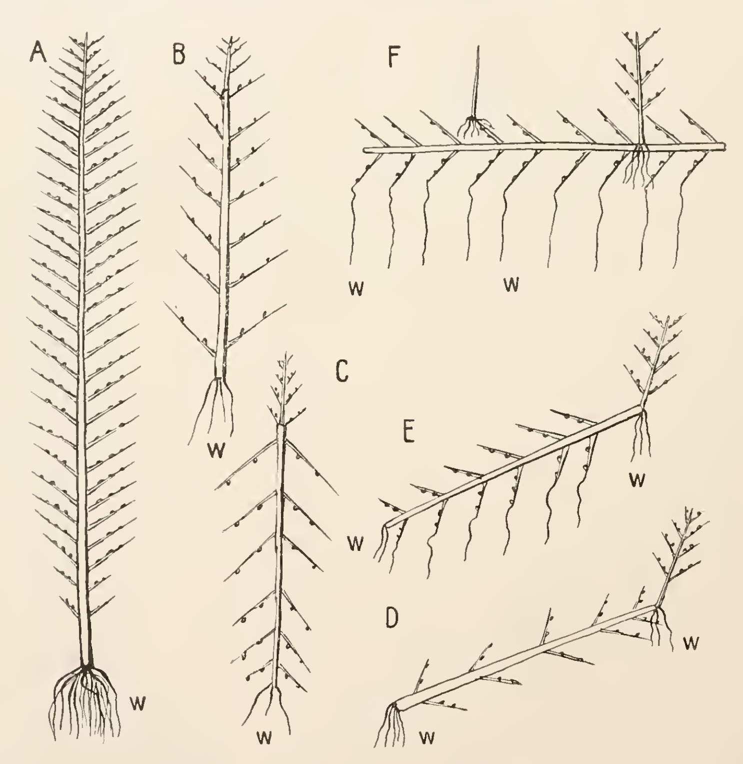


Fig. 106. *Antennularia antennina.* A unverletzter Stock mit Zweigen und Wurzeln (*w*); *B* Zweigstück in normaler Stellung; *C* in umgekehrter Stellung (apikaler Pol nach unten, basaler Pol nach oben); *D* und *E* in schräger Stellung aufgestellte Zweigstücke mit dem apikalen Pol nach oben (*D*) und nach unten (*E*); *F* horizontal aufgestelltes Zweigstück (nach J. Loeb, 1893).

Die letzteren Betrachtungen würden in ähnlicher Weise auf die **Wirkung der Schwerkraft** Anwendung finden, für welche ein anderer Hydroidpolyp, *Antennularia antennina,* das klassische Beispiel bietet. Von dem aufrecht stehenden, mit Wurzeln im Boden befestigten Stamm der Antennularia (Fig. 106 *A*) abgeschnittene und in normaler Stellung,

d. h. mit dem apikalen Pol aufwärts, mit dem basalen Pol abwärts, aufgestellte Zweige bilden oben Köpfchen und unten Wurzeln (Fig. 106 *B*). Umgekehrt orientierte Zweige tun dasselbe (Fig. 106 *C*), nur daß dann die Wurzelbildung am apikalen, die Köpfchenbildung am basalen (jetzt nach oben gerichteten) Ende erfolgt und also eine Umkehrung der Polarität wie bei den Weidenzweigen, bei *Bryopsis* und anderen Pflanzen vorliegt (vergl. Fig. 68 u. 69 S. 108 u. 110). Auch bei andersartiger Aufstellung der Zweige sind die Einflüsse des Geotropismus in sehr deutlicher Weise wahrzunehmen. Schräg orientierte, mit dem basalen Pol nach unten oder nach oben gerichtete Zweigstücke (Fig. 106 *D* u. *E*) lassen je nach ihrer Richtung Wurzeln (und ebenso Sprosse) sowohl vom basalen wie vom apikalen Pol aus entstehen. Von horizontal orientierten Stammstücken wächst im rechten Winkel zu diesem Hauptstammstück der neue Sproß nach oben, die aus den Zweigspitzen hervorgehenden Wurzeln hingegen erstrecken sich nach unten, wodurch die Wirkung der Schwerkraft wohl am augenscheinlichsten zum Ausdruck kommt (Fig. 106 *F*). Versuche von Driesch und Morgan haben freilich gezeigt, daß bei diesen geotropischen Erscheinungen doch gewisse Abweichungen zu beobachten sind, welche noch eine besondere Erklärung verlangen. Wie die Wirkung der Schwerkraft selbst zu erklären ist, ob vielleicht nach Art eines richtenden Einflusses auf die schwereren und leichteren Teilchen in ähnlicher Weise, wie es durch Versuche an den in Entwicklung befindlichen Eiern wahrscheinlich gemacht wurde (Morgan), muß vorläufig unentschieden bleiben.

Mit der Besprechung der bei der Regeneration wirkenden äußeren Faktoren seien diese Betrachtungen abgeschlossen, soweit sie nicht bei Behandlung der Transplantationserscheinungen in Frage kommen und dort wieder heranzuziehen sind.



Transplantation.

Transplantation nennt man die Übertragung oder „Überpflanzung" eines lebenden Körperteils auf einen anderen und bezeichnet sie, zumal unter gewissen Modifikationen auch als Implantation oder als Pfropfung (greffe, grafting). Obwohl der Name Transplantation für manche dieser Pfropfungen, zumal wenn es sich um die Vereinigung von fast gleich großen oder doch an Umfang kaum sehr verschiedenen Teilstücken handelt, nicht recht bezeichnend ist, soll er doch beibehalten werden, da er sich völlig eingebürgert hat.

Die Transplantation pflegt man, wie es auch hier geschehen soll, gewöhnlich mit der Behandlung der Regeneration zu verbinden und die Beziehung zu dieser ergibt sich schon daraus, daß bei der Übertragung von Teilstücken eines Tiers auf ein anderes, um die Vereinigung zu ermöglichen, Wunden hergestellt werden müssen, und insofern bei der Wundheilung in größerem oder geringerem Umfang Regenerationsvorgänge eintreten, die nicht selten auch zu umfangreichen Neubildungen in Form besonderer Regenerate führen [24]).

Transplantationen von Gewebsstücken sind wegen ihrer Bedeutung für die Chirurgie schon seit langem bekannt und bereits vor Jahrhunderten, in der Rhinoplastik anscheinend seit länger als 500 Jahren mit größerem oder geringerem Erfolg unternommen worden; auch hat man Einpflanzungen von tierischen Körperteilen auf andre mehr der Kuriosität wegen schon lange geübt, wie die von Anfang des 17. Jahrhunderts ausgeführte Übertragung des Hahnensporns vom Fuß auf den Kopf beweist. Für uns kommen jedoch erst die bereits von der Behandlung der Regeneration her bekannten Versuche Trembleys bei Hydra in Betracht, bei denen es gelang, solche von dem-

selben Tier oder verschiedenen Individuen entnommene Stücke, welche an und für sich lebensfähig waren, dauernd zu einem einheitlichen Individuum zu vereinigen.

An dieses Beispiel läßt sich eine vom allgemein biologischen Standpunkt ausgehende Betrachtung am besten anknüpfen, denn es zeigt gegenüber den in der Chirurgie gebräuchlichen Transplantationen einen sofort in die Augen fallenden Unterschied. Dort sind es relativ kleine Stücke des Körpers, meist Teile der Haut, welche auf eine Wunde des Körpers übertragen und zur Einheilung gebracht werden. Bei niederen Tieren hingegen ist es möglich, größere Teilstücke, welche hinter dem Umfang des Körpers wenig zurückstehen und sogar an sich existenzfähig sein können, dauernd zur Bildung eines einheitlichen Individuums zu vereinigen. Dies gilt übrigens nicht nur für so niederstehende Tierformen wie *Hydra* und andere Hydroidpolypen, sondern auch für höher organisierte Formen wie Planarien Lumbriciden, Echinodermen, für im Puppenzustand befindliche Lepidoptera und Larven von Amphibien, mit denen derartige Pfropfungsversuche erfolgreich durchgeführt werden konnten.

Die bei diesen Versuchen vor allen Dingen wichtigen Punkte sind folgende:

Welche Art von Teilstücken lassen sich vereinigen?

In welcher Weise (besonders auch im Hinblick auf die Polarität des Körpers) kann die Vereinigung geschehen?

Führt die Vereinigung wirklich zu einer organischen Verbindung der Teilstücke?

Findet eine gegenseitige Beeinflussung der Teilstücke statt?

In ersterer Hinsicht unterscheidet man die Transplantationen (mit Giard) am besten als:

autoplastische, d. h. Vereinigungen von Teilstücken desselben Individuums,

als homoplastische, d. h. Vereinigungen von Teilstücken verschiedener Individuen derselben Art,

als heteroplastische, d. h. Vereinigungen von Teilstücken von Individuen verschiedener Arten.

Es erscheint nötig und für das Verständnis des Folgenden wünschenswert, sich über die verschiedenen Arten der Vereinigungen von vornherein zu verständigen und sie in bestimmter Weise zu bezeichnen. Mit den in der Chirurgie gebräuchlichen stimmen diese Benennungen leider nicht ganz überein[25]), doch läßt sich dies insofern nicht ändern, als bei den niederen Tierformen die Möglichkeit der Übertragung und Vereinigung von Körperteilen eine weitergehende ist, als bei den höchst organisierten Tieren und beim Menschen, mit dem sich jene Experimentatoren zumeist beschäftigten oder von dem sie doch gewöhnlich ausgingen.

Von den oben genannten Vereinigungen lassen sich die den beiden ersten Rubriken angehörigen, d. h. solche von Teilstücken ein und desselben Individuums oder verschiedener Individuen derselben Art am besten durchführen und die größte Aussicht auf Erfolg bietet die Vereinigung dann, wenn beide Teilstücke zusammen dem normalen Körper des Tieres entsprechen, d. h. also wenn das aufgepfropfte Stück ungefähr ein fehlendes ergänzt. Werden z. B. Teilstücke von ein oder mehreren Regenwürmern so zusammengefügt, daß sie in Stellung und Lage einen ganzen Wurm ausmachen, so ist eine derartige auto- oder homoplastische Vereinigung lebensfähig, wenn sonst keine sie ungünstig beeinflussenden Momente hinzukommen.

Damit die Vereinigung eine dauernde wird, müssen die gleichartigen Organe der Teilstücke zur Verschmelzung gelangen und um bei einem bestimmten Beispiel zu bleiben, so tritt beim Regenwurm schon sehr bald eine Vereinigung der Körperepithelien und des beiderseitigen Hautmuskelschlauchs zu einer einheitlichen Schicht ein; in der Mitte des Körpers verlöten die Schnittflächen des Darms, dorsal die Rückengefäße und ventral die Bauchganglienketten (Fig. 109 u. 115, S. 178 u. 185). Dadurch kommt eine feste und oft so einheitliche Verbindung zustande, daß man ihr die Zusammensetzung aus zwei Stücken gar nicht mehr ansieht (Fig. 109 *B*). Derartige aus zwei und sogar aus drei Stücken zusammengesetzte Tiere konnten mehrere Jahre, einzelne bis zu zehn Jahren gehalten werden und stehen also in ihrer Lebensdauer hinter normalen Würmern gewiß nicht zurück.

Im Anschluß hieran sei zunächst

die Verbreitung der Transplantation und die Art ihrer Ausführung

erörtert. Die Untersuchungen des letzten Jahrzehnts haben gezeigt, daß die Möglichkeit, Teilstücke von Tieren auf andere Individuen oder auf andere Teile ihres Körpers zu übertragen, viel weiter verbreitet ist, als man bis dahin angenommen hatte. Bei den **Pflanzen** ist ja die Pfropfung eine altbekannte, in der Praxis viel geübte und mit den einfachsten Mitteln zu bewerkstelligende Erscheinung und es braucht kaum bemerkt zu werden, daß man darunter die Anfügung eines Pflanzenteils an einen anderen mit nachfolgender Verheilung (unter Bildung eines Wundgewebes, Callus) und dauernder Vereinigung versteht, wobei anscheinend die Charaktere beider Komponenten völlig gewahrt bleiben (vergl. unten S. 232). Durch Aufsetzen eines Edelreises auf den Wildling dient die Pfropfung der „Veredelung“ des letzteren und die vom Gärtner dabei angewandten Methoden sind verschiedenartige, je nachdem bei dem eigentlichen sog. „Pfropfen“ das flach zugeschnittene

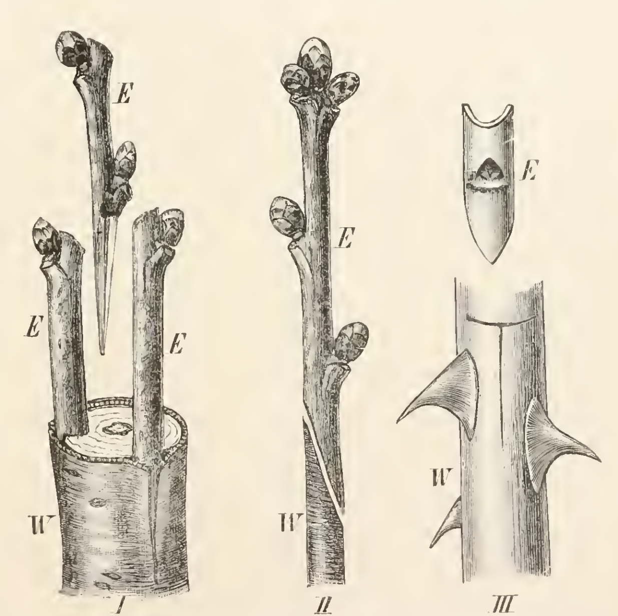


Fig. 107. Beispiele für verschiedene Arten der Veredlung. I. Propfen, II. Kopulieren, III. Okulieren. *E* Edelreis oder Edelauge, *W* Wildling (aus Strasburger, Lehrbuch der Botanik, 1905).

Edelreis in eine seitlich angebrachte Kerbe, bezw. in einen Spalt zwischen Rinde und Splint des quer abgestützten Wildlingszweiges eingesetzt wird (Fig. 107 *I*) oder beim „Kopulieren“ die glatten, schräg geführten Schnittflächen des Edelreises und Wildlingszweiges

aneinandergefügt werden (Fig. 107 *II*) oder endlich beim „Okulieren“ ein kleines Zweigstück mit Knospe, dem sog. „Auge“, unter die Rinde des Wildlings nach Anbringung eines geeigneten Schnittes eingeschoben wird (Fig. 107 *III*). Nach geschehener Verheilung und Vereinigung der gleichartigen Gewebe und Organe erfolgt das Wachstum und die weitere Entwicklung des Edelreises nach seiner Eigenart, oft in sehr bedeutendem Umfang und jahrzehntelangem Gedeihen, wie das Beispiel der Rosen und Obstsorten zeigt. — Die Pfropfungen können noch auf mancherlei andere Weise und an sehr verschiedenen Gewächsen ausgeführt werden, in welcher Beziehung besonders auf Vöchtings Werk über die Transplantationen am Pflanzenkörper verwiesen wird; nur ein Fall sei wegen seiner schon äußerlich von den früheren Beispielen sehr abweichenden Erscheinung noch erwähnt, nämlich die von Vöchting vorgenommene Übertragung eines aus einer Runkelrübe herausgeschnittenen, würfelförmigen Stückes, welches in normaler Stellung in die seinem Umfang entsprechende Wunde eingesetzt wurde, um hier zu völliger Verwachsung und Vereinigung der gleichartigen Gewebe gebracht zu werden. Die Vereinigung ist offenbar eine sehr innige und würde sich noch mehr als solche zu erkennen geben, wenn es allgemein gelänge, zwischen den Zellen des Pfropflings und der Unterlage Protoplasmaverbindungen nachzuweisen, wie sie Strasburger an den Rindenparenchymzellen gepfropfter Koniferen *(Abies nobilis* auf *Abies pectinata)* beschrieb.

Auf besondere Vorgänge bei den an Pflanzen vorgenommenen Transplantationen wird im Vergleich mit den am Tierkörper auftretenden Erscheinungen noch mehrfach zurückzukommen sein.

Bei den Tieren lassen sich Vereinigungen von Teilstücken des Körpers schon mit **Protozoen** vornehmen, wenn sie auch bei ihnen begreiflicherweise ziemliche Schwierigkeiten bieten, wie Prowazek bei seinen darauf gerichteten Versuchen erfahren mußte. Er bemühte sich, Teilstücke von ciliaten Infusorien und anderen Protozoen zur Verwachsung zu bringen, was auch bei ersteren unter dem Deckglas durch dessen Verschieben und Dirigieren des Wasserstroms in einigen Fällen mit Stücken von *Glaucoma* gelang. Inwieweit solche Vereinigungen dauernd lebensfähig sind, müßte noch weiter geprüft

werden. Nach Hatschek lassen sich Teilstücke von *Pelomyxa* wieder zusammenfügen und nach P. Jensens Beobachtung können junge *Orbitolites* mit ihren Weichkörpern dauernd verschmelzen, welcher Vorgang zur Bildung einer gemeinsamen Doppelschale führen dürfte; auch abgeschnittene Pseudopodien scheinen sich bei demselben Foraminifer wieder mit dem Cytoplasmakörper vereinigen zu lassen. Verworn konnte bei *Thalassicolla nucleata*, einem skeletlosen, 4—5 mm großen und daher für solche Versuche recht geeigneten Radiolar, die Zentralkapsel des einen Individuums in ein anderes, der Zentralkapsel vorher beraubtes Tier übertragen. Die Wunden schlossen sich und an den Wundstellen traten wie an den unverletzten Partien Pseudopodien hervor; die Tiere verhielten sich überhaupt mit ihrer ausgetauschten Zentralkapsel wie normale Thalassicollen und zwar auch dann, wenn einem kapsellos gemachten Tier zwei neue Kapseln eingepflanzt wurden. Somit scheint die Vornahme von Transplantation an Protozoen bei der Wahl geeigneter Objekte nicht so schwierig zu sein, wie man zunächst erwarten sollte. — Wenn auch auf einem anderen Gebiet liegend, darf hier immerhin die Verschmelzung der Protoplasmakörper (Plasmogamie) erwähnt werden, wie sie als vorübergehender oder dauernder Zustand bei verschiedenen Protozoen, besonders Rhizopoden und Sporozoen, nicht selten zu beobachten ist[26]).

Da es sich bei den erwähnten Vorgängen um Vereinigungen von einzelnen Zellen oder Zellenteilen handelt, so sei auch der Verschmelzungen gedacht, wie sie gelegentlich an einzelnen Zellen des Metazoenkörpers zu beobachten sind. Von den Gewebszellen und Leukocyten sei dabei abgesehen, sondern nur an die Verschmelzung von Eiern erinnert, die bei verschiedenen Tieren, z. B. *Ascaris*, *Echinus*, *Ophryotrocha*, unter bestimmten, anormalen Verhältnissen eintreten können und dann unter Umständen Individuen von abnorm großen Dimensionen aus sich hervorgehen lassen (vgl. S. 225).

Die ältesten und durch sehr lange Zeit die einzigen **Transplantationsversuche an wirbellosen Tieren** sind die von Trembley an *Hydra* unternommenen, durch welche zum ersten Male gezeigt wurde, daß sich das Vorderende eines Tieres mit dem Hinterende eines

andern dauernd vereinigen ließ und auf diese Weise ein einheitliches Individuum entstehen konnte. Die vor noch nicht langer Zeit von Wetzel und anderen Forschern (Zoja, Rand, Peebles, King, Hefferan u. a.) wieder aufgenommenen Versuche wurden hinsichtlich der Wahl der Teilstücke auf die verschiedenste Weise, z. B. auch durch Vereinigung von mehr als zwei Stücken zu einem Individuum und zumeist mittelst einer bei diesem Tier sehr nahe liegenden Methode ausgeführt. Diese besteht im Aufreihen auf eine Borste, so daß diese durch den Gastrovascularraum geht, wobei das Hinterende des vorderen das Vorderende des hinteren Stückes berührt und an diesen beiden Wundflächen dann die Verwachsung eintritt (Fig. 108 *A, C*). Die Borste wird nachher wieder entfernt; die zustande gekommene *Hydra* ist durchaus lebensfähig, unterscheidet sich von einem normalen Tier kaum oder überhaupt nicht und ihr Wohlbefinden gibt sich darin zu erkennen, daß sie sich in nicht langer Zeit durch Knospung zu vermehren beginnt (Fig. 108 *B, D*). — Auch bei anderen Hydroidpolypen lassen sich ähnliche Versuche ebenfalls mit gutem Erfolg vornehmen (Hargitt, Peebles, King) und wurden durch Zusammenfügen der Teilstücke mit den Wundflächen unter Beschweren mittelst Metallstückchen erzielt. Bei Medusen konnte ebenfalls eine

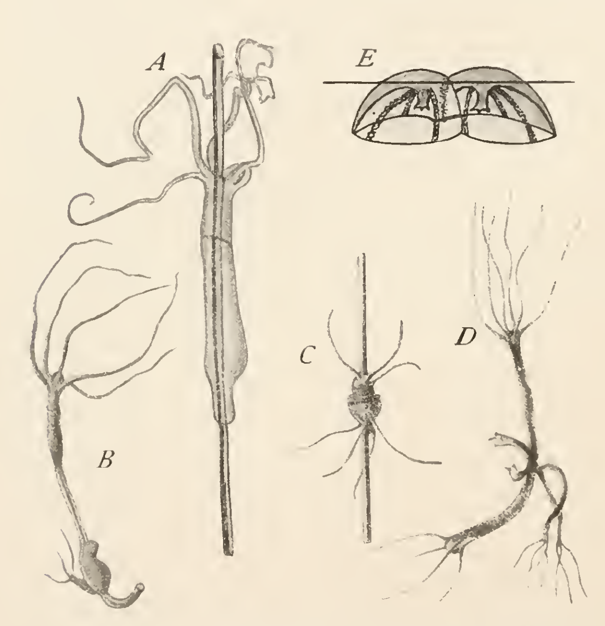


Fig. 108. Transplantation von Hydren und Medusen. *A Hydra fusca* (autoplastische) Vereinigung eines Vorder- und Hinterstücks desselben Tiers über der Borste; *B* homoplastische Vereinigung von *H. fusca*, 2 Tage nach der Operation, mit Bildung einer Knospe am Hinterende; *C* zwei Vorderenden von *H. fusca* über der Borste vereinigt; *D* dieselbe Vereinigung nach 7 Wochen, mit 2 kleineren und 2 größeren Knospen (nach G. Wetzel 1895 u. 1898; *E* seitliche Vereinigung zweier Medusen, *Gonionemus vertens* (nach C. W. Hargitt 1900).

durch den Körper gesteckte Borste mit Erfolg verwendet werden (Fig. 108 *E*). Übrigens wurden bei den genannten Tieren, besonders bei *Hydra*, sowohl auto- wie homoplastische, als auch heteroplastische Versuche in erfolgreicher Weise angestellt.

An Echinodermen lassen sich Transplantationsversuche, z. B. bei *Antedon*, durch Ablösen der Scheibe vom Kelch und Wiederaufsetzen oder Übertagen auf ein anderes Individuum ausführen, worauf Anheilung erfolgt (Przibram vgl. S. 234). Dasselbe ist anscheinend auch durch Abtrennen einiger Seesternarme und eines Teils der Scheibe beim Vereinigen mit dem entsprechenden Teilstück eines anderen jungen Seesternes zu bewerkstelligen.

Teilstücke von Planarien sind auf die Weise zusammenheilbar, daß sie zwischen dünnen Glasplatten eingeengt werden, wobei ihre Wundflächen sich berühren, wie T. H. Morgan dies für die bekannte Landplanarie *Bipalium kewense* zeigte. Auch können sie, wenn es wasserlebende Formen sind, (nach dem Verfahren von L. V. Morgan) zwischen feuchte Papierstreifen gebracht werden, die sich auf einer Paraffinunterlage in geeigneter Weise mit Nadeln befestigen lassen. Durch beide Methoden gelingt es, vollständige Verwachsungen zu erzielen, auf die noch zurückzukommen sein wird, da es sich um Vereinigungen in abnormer Stellung handelt, die zu besonderen Zwecken vorgenommen wurden (S. 192, 201 u. 242).

Unschwer lassen sich auch Transplantationen an Anneliden, besonders an Lumbriciden, herstellen, wie durch die eingehenden Untersuchungen von Joest und Rabes erwiesen wurde. Die Methode ist die in der Chirurgie beim Vernähen von Wunden angewandte, indem die mit der Wundfläche aneinander gelegten Stücke unter Verwendung feiner gebogener Nadeln mittelst mehrerer Ligaturen zusammen geheftet und dadurch im Verlauf einiger Tage zum Verwachsen gebracht werden. Die Vereinigungen, welche sich auf diese Weise durch Kombination ganz verschiedenartiger und auch an Umfang sehr differenter Teilstücke erzielen lassen, sind zum Teil außerordentlich lebensfähig. Aus zwei, drei und mehr in normaler Stellung zusammengefügten Teilstücken (Fig. 109 *A*—*C*) können Würmer von normaler Beschaffenheit hergestellt werden, die noch

bedeutend wachsen und Jahre lang am Leben bleiben, wie schon weiter oben mitgeteilt wurde. Aber auch Kombinationen, welche in ihrer Zusammensetzung einem normalen Wurm nicht entsprachen, konnten recht lange am Leben erhalten werden. Von solchen wurden stark verlängerte und verkürzte Tiere hergestellt, welche letztere, aus einem kurzen Kopf- und Schwanzstück bestehend,

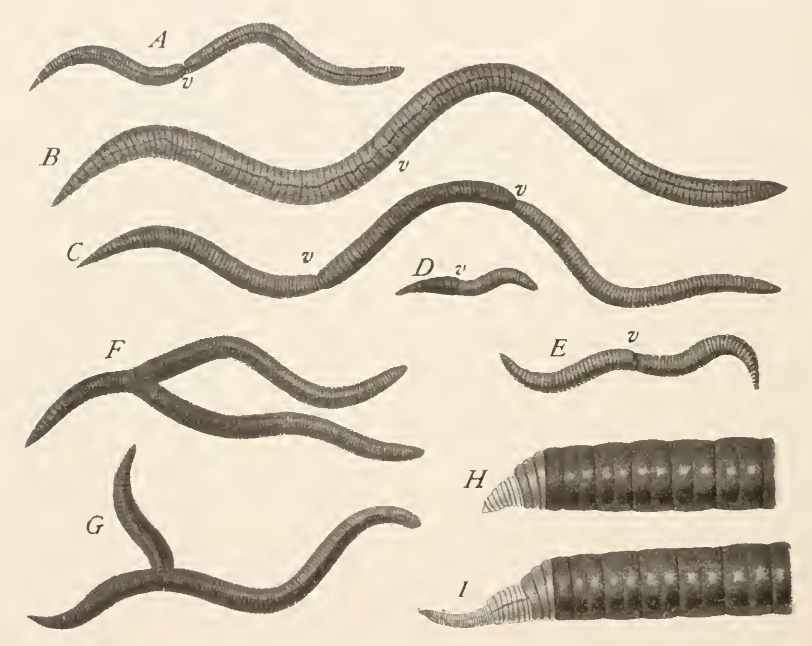


Fig. 109. *A* homoplastische Vereinigung von *Allolobophora terrestris*, 10 Tage nach der Operation; *B* derselbe Wurm nach 22 Monaten bedeutend gewachsen, Vereinigungsstelle (*v*) nur noch undeutlich, wie *A* in $^4/_5$ natürlicher Größe dargestellt; *C* homoplastische Vereinigung dreier Teilstücke von *All. terrestris*, ebenfalls in normaler Stellung; *D* bedeutend „verkürzter“ Wurm, Kopf- und Schwanzstück vereinigt; *E* Vereinigung zweier Kopfstücke; *F* und *G Lumbricus rubellus*, seitliche Einpflanzung eines Schwanzstückes (*F*) und eines Kopfstücks (*G*); *H* und *I* Regeneration an einem eingesetzten Stück von 3 Segmenten (*All. terrestris*, homoplastische Vereinigung), Bildung eines kürzeren (*H*) und eines zweiten längeren Regenerats (*I*) (nach E. Joest 1897).

beim Einsetzen von Kopf- und Schwanzstücken der Fall, die zu vorn und hinten gegabelten, oft jahrelang lebensfähigen Vereinigungen führen (Fig. 109 *F.* u. *G*). Parallelvereinigungen, Verwachsungen zweier sehr kurzer oder sehr langer Schwanzstücke, Übertragungen sehr kleiner, an sich nicht lebensfähiger Teilstücke (Fig. 139, S. 233) und eine ganze Reihe anderer, hier nicht besonders zu erwähnender einen recht eigenartigen Anblick bieten (Fig. 109 *D*). Dasselbe ist

auto-, homo- und heteroplastischer Transplantationen konnten mit Erfolg ausgeführt werden. Die bei den verschiedenartigen Versuchen vorgenommene histologische Untersuchung ergab eine vollständige Verbindung der gleichartigen Organe (Fig. 115, S. 185), deren Vereinigungsstelle unter Umständen nur noch mit Schwierigkeit festzustellen war.

Auch an Objekten, an denen man es vielleicht am wenigsten erwarten sollte, nämlich an Schmetterlingspuppen, ist es möglich, Transplantationen herzustellen und die Stücke so zum Verheilen zu

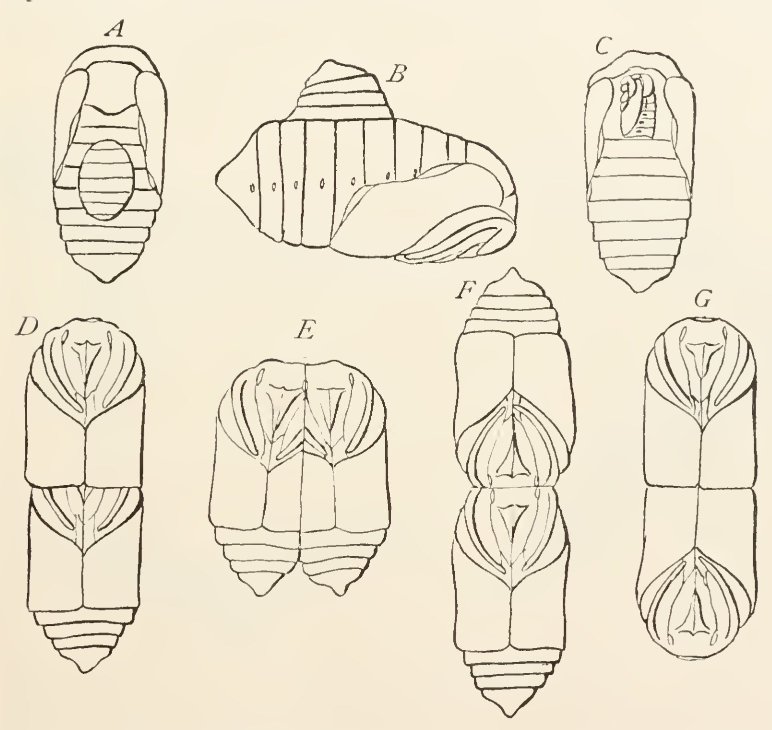


Fig. 110. An Schmetterlingspuppen, besonders von *Philosamia cynthia*, ausgeführte Transplantationen. *A* Übertragung eines Teils der Rückenhaut des Hinterleibs einer Puppe in dieselbe Region einer anderen; *B* des Hinterleibsendes von *P. cynthia* auf den Rücken von *Samia cecropia*; *C* der vorderen seitlichen Körperhälfte von *Callosamia promethea* auf den Rücken des Thorax von *S. cecropia*; *D* („Tandem"-)Vereinigung mit ungleichnamigen Polen; *E* seitliche Vereinigung; *F* Vereinigung der oralen; *G* der aboralen Pole (nach H. E. Crampton 1900).

bringen (Fig. 110), daß nach Ablauf der Entwicklungszeit Schmetterlinge aus ihnen hervorgingen, welche die entsprechende Zusammensetzung aus zwei Teilen ohne weiteres erkennen ließen und häufig recht abenteuerliche Formen zeigten, zumal dann, wenn es sich um

Vereinigungen handelte, die mehr als ein Individuum ausmachten oder die in abnormer Stellung vorgenommen wurden (Crampton). Auch kleinere Stücke von Puppen konnten auf größere mit Erfolg übertragen werden (Fig. 110 *A—C*) und die Komponenten sind nach vollzogener Metamorphose deutlich wieder zu erkennen. Wurde die Vereinigung mit einem Vorder- und Hinterstück vorgenommen, die sich ungefähr zu einem ganzen Tier ergänzten, so erfolgte die Verwachsung in so vollkommener Weise, daß an dem metamorphosierten Schmetterling die Verbindungsstelle und somit die Zusammensetzung aus zwei Teilstücken überhaupt nicht mehr wahrgenommen werden konnte. Die Vereinigungsmethode war entsprechend dem nur ganz wenig beweglichen Objekt eine sehr einfache, d. h. die mit den Wundflächen möglichst genau aneinander gefügten Stücke wurden an den Wundstellen mit geschmolzenem Paraffin von nicht mehr als 50° C überstrichen und durch dieses Bindemittel gut zusammen gehalten.

Von Ascidien gibt Giard an, daß sich Pfropfungen an ihrem Körper leicht ausführen lassen und natürliche Verwachsungen benachbarter Individuen desselben oder verschiedener Stücke, also auto- und homoplastische Vereinigungen, häufig vorkommen.

Die Möglichkeit der Transplantation bei den Vertebraten ist, wie schon erwähnt, eine altbekannte Tatsache und wurde vor allem an Säugetieren, speziell am Menschen, ausgeführt, doch interessieren hier zunächst weniger die mit kleinen Gewebs- und Organteilen vorgenommenen Überpflanzungen, sondern entsprechend den im Vorhergehenden bevorzugten Verhalten der wirbellosen Tiere, seien vorerst nur die Transplantationen mit Komponenten von ungefähr gleichem Umfang berücksichtigt. In dieser Beziehung kommen hauptsächlich die schönen und höchst erfolgreichen Versuche Borns an Amphibienlarven bezw. Embryonen in Betracht, die vor etwa zehn Jahren unternommen und seitdem durch verschiedene andere Forscher (Harrison, Morgan, Lewis, Spemann) bestätigt und weiter ausgeführt wurden. — Wenn diese Versuche Aussicht auf Erfolg haben sollen, müssen recht junge Larven verwendet werden, bei *Rana esculenta* solche von 3—3,5 mm Länge, bei denen das Medullarrohr geschlossen und Kopf und Schwanz in der Anlage ausgeprägt sind. Diese werden,

nachdem sie von der Eihülle befreit sind, in einer, der herzustellenden Transplantation entsprechenden Weise unter Verwendung von physiologischer Kochsalzlösung zerschnitten, ebenfalls in dieser Flüssigkeit mit den Wundflächen sorgfältig aneinander gefügt und durch auf- oder angelegte Silberdrahtstücke so lange in der richtigen Lage erhalten, bis nach 6—8 Stunden oder etwas längerer Zeit die Verwachsung erfolgt ist. Die auf solche Weise an jungen Froschlarven erzielten auto-, homo- und heteroplastischen Vereinigungen erweisen sich bei der histologischen Untersuchung der Organverbindung als

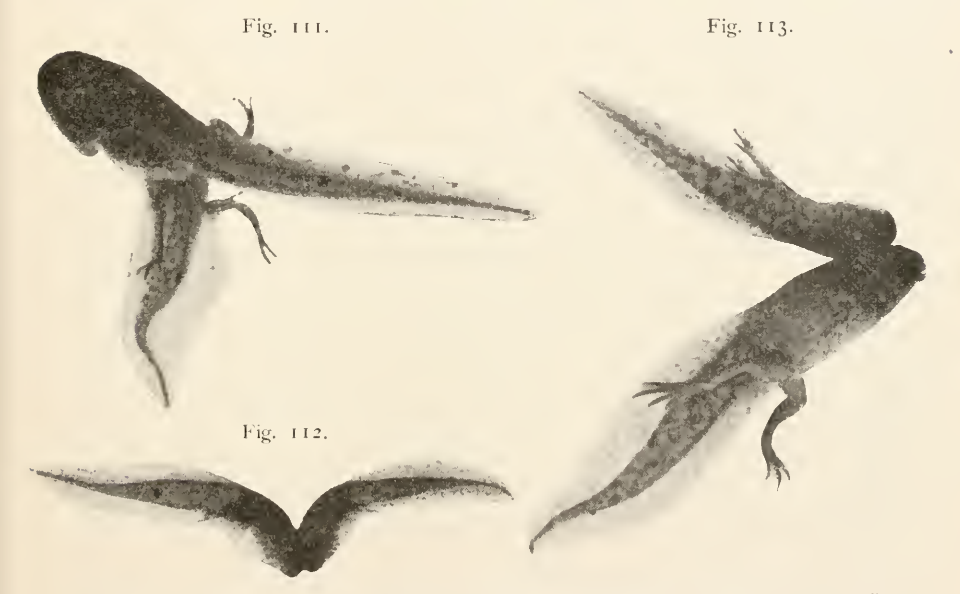


Fig. 111. Das etwas hinter der Mitte abgeschnittene Hinterstück einer Larve von *Rana esculenta* einer zweiten an der Bauchseite eingesetzt (nach Born).

Fig. 112. Vereinigung zweier Larven von *Rana esculenta* mit der Rückenseite des Kopfes (künstliche „Craniopagen") (nach Born).

Fig. 113. Vereinigung zweier Larven von *Rana esculenta* am Kopf (in sogenannter Oppositionsstellung). Fig. 111--113 nach Born aus E. Schwalbe, Morphologie der Mißbildungen, Bd. II, 1907.

sehr innige und wenn die Zusammensetzung in der Wahl der Stücke und deren Orientierung einigermaßen dem normalen Tier entspricht, so gelingt es, derartige zusammengesetzte Larven bis nach beendigter Metamorphose aufzuziehen. Durch die Wahl der zu vereinigenden Stücke und die Art ihrer Zusammenfügung wurden auch bei diesen Versuchen sehr verschiedenartige Kombinationen erzielt, die zumal

dann, wenn sie heranwachsen und in die Metamorphose eintreten, höchst eigenartige Formen zeigen (Fig. 111—113).

Auf die an Wirbeltieren vorgenommenen Transplantationen einzelner Körperteile von geringerem Umfang, besonders Überpflanzung von Hautstücken und anderen Organen oder Organteilen wird später noch zurückzukommen sein, ebenso wie auf die Vornahme von Organübertragungen an Embryonen, zu denen die zuletzt besprochenen Versuche bereits hinüberleiten und die in letzter Zeit eine sehr erfolgreiche Behandlung erfahren haben (S. 202 u. 213).

Die Transplantationsversuche an Amphibienlarven lassen einen Faktor hervortreten, den wir bereits bei der Regeneration eine wichtige Rolle spielen sahen, nämlich das Alter der zu den Versuchen benützten Objekte. Daß sich Transplantationen wie viele andere Operationen an jugendlichen Individuen leichter, d. h. mit größerer Aussicht auf Erfolg als an älteren Personen ausführen lassen, ist eine den Chirurgen bekannte Tatsache, deren Gründe sehr nahe liegen. Wenn der Unterschied hier kein so beträchtlicher ist, denn auch an älteren Personen können noch erfolgreiche Überpflanzungen vorgenommen werden, so tritt der **Einfluß des Alters auf die Transplantationsfähigkeit** der Körperteile bei jenen Versuchen sehr deutlich zu Tage. Wenn sich an den jungen Larven oder älteren Embryonen Vereinigungen der getrennten Körperteile (abgesehen von der nicht ganz einfachen Technik) ohne allzugroße Schwierigkeit erzielen lassen, so ist dies schon in späteren Entwicklungsstadien sehr viel schwerer und in jenem Umfang bereits unmöglich, während es bei den erwachsenen Tieren völlig ausgeschlossen ist. Bei ihnen kann es sich nur noch um die Überpflanzung einzelner Organe oder Organteile handeln. Noch weniger zugänglich sind solchen Experimenten die ausgebildeten Schmetterlinge, während bei ihren Puppen die Ausführung von Transplantationsversuchen in einem immerhin ziemlich weit gehenden Maße gestattet ist, wie weiter oben gezeigt wurde. (Fig. 110 S. 179). Die übrigen noch zu erwähnenden embryonalen

Transplantationen liefern für dieses verschiedenartige Verhalten der noch bildungsfähigeren Jugendstadien und des ausgewachsenen Zustandes einen weiteren Beweis (S. 213 ff.). Ein Unterschied zwischen Überpflanzungen im jugendlichen, allerdings in diesem Fall im embryonalen und erwachsenen Zustand ist darin zu finden, daß bei embryonalen Transplantationen eine Vereinigung der betr. Teile durch direkte Verschmelzung stattzufinden pflegt, während sie bei ausgebildeten Tieren unter Vermittlung eines Narbengewebes erfolgt.

Eine weitere Parallele zwischen Transplantations- und Regenerationserscheinungen bietet sich hinsichtlich deren Beziehungen zu der Organisationshöhe der Tiere dar. Wohl finden wir bei hoch organisierten und kompliziert gebauten Tieren noch die Möglichkeit einer Vornahme von Transplantationen, aber sie beschränkt sich, wie gesagt, auf die Überpflanzung wenig umfangreicher Teile des Körpers und seiner Organe. Höchstens lassen sich in der Entwicklungszeit der sehr regenerationsfähigen Amphibienlarven oder der durch ihre Ruheperiode dafür geeigneten Insektenpuppen noch Transplantationen in größerem Umfange ausführen. Bei weniger hoch organisierten Tieren, wie bei den gleichzeitig mit einem sehr hohen Regenerationsvermögen ausgestatteten Anneliden, Planarien und vor allem bei den besonders einfach gebauten Hydroidpolypen ist eine recht weitgehende Transplantationsmöglichkeit auch noch im völlig ausgebildeten Zustande vorhanden. Diese letztere oder doch ihr Umfang tritt also mit der zunehmenden Organisationshöhe der Tiere zurück.

Die Herstellung der Gewebsverbindung.

Unter der Voraussetzung, daß gleichartige Gewebe und Organteile sich treffen, kann deren Vereinigung auf primärem Wege, wie Born es nannte, durch Anlagerung der betreffenden Gewebszellen aneinander, sozusagen durch direkte Verschmelzung der in Frage kommenden Organteile erfolgen. So verhält es sich bei Transplantationen an Embryonen mit ihren zum Teil noch sehr bildungs-

fähigen und wenig differenzierten Zellen und Organanlagen, wie bereits Borns oben erwähnte Versuche an Amphibienlarven zeigten und spätere Untersuchungen über derartige embryonale Transplantationen bestätigten. Ähnlich dürften sich wohl auch andere, in Entwicklung begriffene Objekte, wie z. B. die Schmetterlingspuppen, verhalten und es erscheint von Interesse, daß uns ungefähr die gleichen Verhältnisse bei einem erwachsenen, aber sehr einfach gebauten Tier, nämlich bei der *Hydra*, entgegentreten. Bei ihr verwächst ebenfalls durch bloßes Aneinanderlegen der Zellen das Ektoderm des einen mit demjenigen des anderen Komponenten, das Entoderm mit dem Entoderm und auch die zwischen beiden Zellschichten liegende Stützlamelle wird dabei wieder hergestellt (Fig. 114).



Fig. 114. Teil eines mittleren Längsschnittes durch zwei mit den oralen Enden vereinigte Teilstücke von *Hydra fusca*, 3 Stunden nach der Vereinigung. Die Stützlamelle (*l*) erscheint an der Verwachsungsstelle (*v*) nur schwach ausgebildet; letztere (*v*) durch eine Einschnürung am Ektoderm (*ect*) gekennzeichnet, *ent* Entoderm (nach Wetzel 1898).

Auf so einfache Weise kann die Vereinigung der beiden Körperteile bei höher organisierten und komplizierter gebauten Tieren nicht mehr erfolgen. Zwar vereinigen sich einzelne Organe, wie der Darmkanal, die Blutgefäße und das Nervensystem bei den Lumbriciden noch durch direkte Berührung und Verwachsung ihrer Enden (Fig. 115 *A* u. *B*), aber an der Wundstelle der nach außen zu gelegenen

Organe tritt ein unter Umständen sehr umfangreiches, hinsichtlich seiner Herkunft freilich recht schwer zu bestimmendes Narbengewebe auf. Es stellt hier die Verbindung beider Stücke her und Körper-

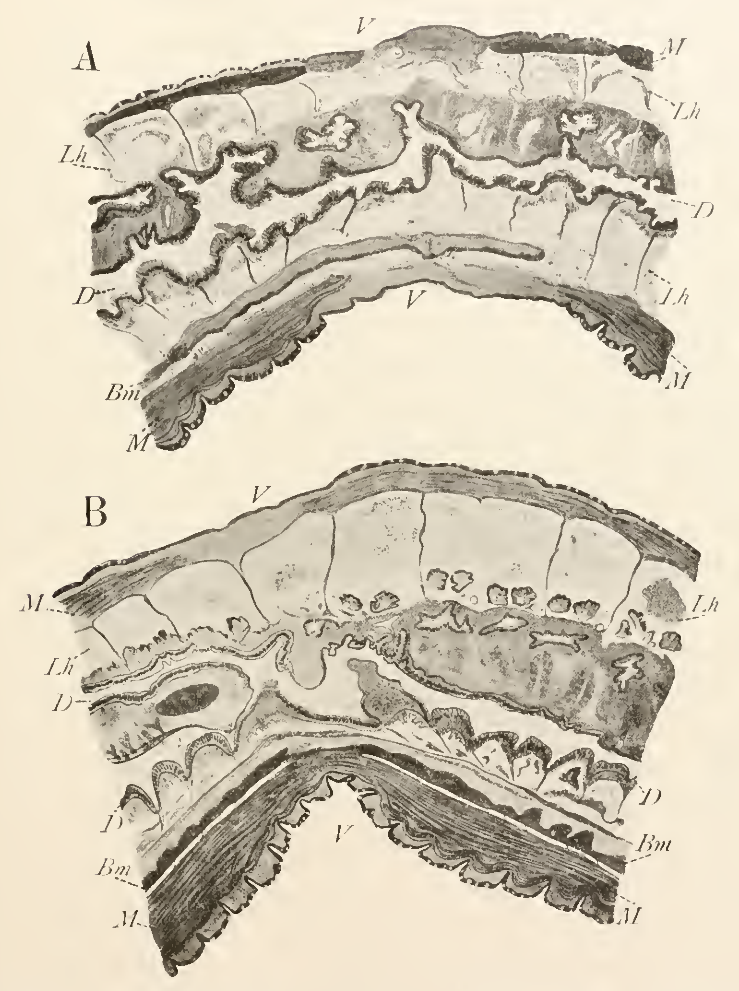


Fig. 115. Sagittale Längsschnitte durch die Vereinigungsstelle (*V*) eines Vorder- und Hinterstücks von *Allolobophora terrestris* in normaler Stellung, autoplastische Vereinigung. A 9 Tage, B 25 Tage nach der Operation, fortschreitende Verwachsung der Organe. *Bm* Bauchmark, *D* Darm, *Lh* Leibeshöhle, *M* Körpermuskulatar, *V* die Vereinigungsstelle beider Schnitte (Original).

epithel wie Hautmuskelschlauch erscheinen dadurch zunächst unterbrochen, bis beide von den Wundrändern her oder durch Differenzierung aus jener noch indifferenten Zellenmasse neugebildet werden

und damit die Verbindung wieder hergestellt ist (Fig. 115 *B*). — Um den Unterschied von jenen einfacheren Verhältnissen zu zeigen, muß dieses eine Beispiel vom Verlauf der Wundheilung, bezw. der Herstellung der Verbindung zwischen beiden Komponenten bei Transplantationen am Körper höher organisierter Tiere genügen, denn es liegt in der Natur der Sache, daß je nach der Art der Transplantation und der Organisation des betreffenden Tieres der Verlauf dieser Vorgänge ein verschiedener sein wird. Ob es sich um Übertragung größerer Körperteile oder verhältnismäßig kleinerer Teilstücke einzelner Organe, wie Haut, Muskel, Knochen usf. handelt, ob die Überpflanzung an einer Planarie, einem Regenwurm oder einem Wirbeltiere vorgenommen wurde, wird einen wesentlichen Unterschied ausmachen. Hinsichtlich dieser Vorgänge, d. h. der Histologie der Transplantation, der damit verbundenen Wundheilungsprozesse und später eintretenden Veränderungen bei den Wirbeltieren sei abermals auf Marchands zusammenfassendes Werk verwiesen. Bei den Wirbellosen sind sie noch wenig verfolgt worden; für die Lumbriciden hat O. Rabes eine eingehende Darstellung davon gegeben.

Erwähnt sei noch, daß auch bei der Transplantation am Pflanzenkörper ein dem Aneinanderlegen und Verwachsen der Zellen bei der Tierpfropfung ähnlicher Vorgang beobachtet wird, indem z. B. bei der vorerwähnten Transplantation an der Runkelrübe die durch den Schnitt nicht verletzten Zellen sich vorzuwölben und zu sprossen beginnen, um da, wo sie aufeinander treffen, zu verwachsen. Auch andere Verbindungen, besonders solche von Gefäßbündeln werden zwischen dem tranplantierten und Hauptstück hergestellt, so daß die Verbindung eine immer innigere wird. Wenn hier nur im beschränkten Maße von einer Callusbildung die Rede sein kann, so tritt bei solchen Pfropfungen, wie sie oben (Fig. 107) geschildert wurden und in Verbidung mit der dabei stattfindenden Wundheilung, ein solches Wund- und Narbengewebe in weitem Umfange und zwar sowohl am Pfropfling, wie am Hauptstück auf. Durch den Callus, wie besonders durch die sich später aus ihm heraus bildenden Gefäßbündel und Siebröhren wird eine enge Verbindung zwischen dem Pfropfreis und seiner Unterlage hergestellt.

Vereinigung von Teilstücken in abnormer Stellung (auch im Hinblick auf die Polarität des Körpers).

Von Vereinigungen in normaler Stellung und in der Art, daß die Komponenten zusammen ungefähr ein normales Tier ergeben, war schon wiederholt die Rede und auch das über die Herstellung der Gewebsverbindung Mitgeteilte bezog sich auf solche Vereinigungen, obwohl es auch für andere, noch zu besprechende Formen der Transplantation größtenteils Gültigkeit hat. Übrigens gelingt die zumeist recht schwierige und mit verhältnismäßig rohen Mitteln zu bewerkstelligende Vereinigung durchaus nicht immer so, daß gerade gleichartige Organe aufeinander treffen; trotzdem pflegt ihre Verbindung schließlich hergestellt zu werden, da sie offenbar das auch sonst (besonders bei Vereinigung von Nervenstümpfen) beobachtete chemo- oder organotaktische Vermögen besitzen, sich innerhalb des Körpers aufzusuchen, durch Gegeneinanderwachsen sich zu treffen und schließlich miteinander zu verschmelzen. Dies kann auch dann noch geschehen, wenn die Teilstücke (von Regenwürmern in der Längsrichtung) um 90° gegen einander gedreht wurden und die Schnittenden der Organe, z. B. die Bauchmarkstümpfe, recht weit voneinander entfernt liegen. Das um 90° verschobene Bauchmarkende des einen Stückes, welches oben am Seitenteil des anderen anliegt, vermag sich dennoch mit dem Bauchmarkstumpf des anderen Teilstückes zu treffen und beide Ganglienketten zeigen sich schließlich durch eine bajonettförmige Knickung verbunden, wie sie auch Born unter entsprechenden Verhältnissen an den längsgerichteten Organen der Amphibienlarven, speziell des Rückenmarks und der Blutgefäße erhielt, wenn er die beiden Komponenten unter einem gewissen Drehungswinkel (in der Längsrichtung) miteinander vereinigte. Je größer die Entfernung der beiden Bauchmarkenden wird, desto deutlicher tritt ihre Seitwärtskrümmung und Biegung hervor und ähnliches läßt sich bei den Ausführungen solcher Drehungen, bis etwa zu 90°, auch an den Gefäßen beobachten.

Daß die gleichartigen Organenden (besonders von Nerven und Blutgefäßen) gegeneinander hinwachsen und sich treffen, auch wenn

sie verhältnismäßig weit voneinander entfernt waren, hat man in Anlehnung an die Untersuchungen von Forsmann, Maximow u. a. über das Auswachsen von Nervenfasern und Gefäßkapillaren nach der durch einen (chemischen) Reiz bestimmten Richtung, sowie den Anschauungen von Driesch und Herbst über das Walten von Richtungsreizen folgend, durch eine von den betr. Organstümpfen ausgehende Reizwirkung chemotaktischer Natur zu erklären gesucht.

Dauernde Vereinigungen, z. B. solche unter Drehung beider Komponenten (in der Längsachse) um 180° (Fig. 119) können übrigens auch dann zustande kommen, wenn eine direkte Vereinigung eines erheblichen Teils der gleichartigen Organe nicht mehr möglich ist. Dann tritt jedenfalls eine Verbindung durch Kollateralbahnen ein, doch ist es begreiflich, daß derartige Vereinigungen von vornherein weniger lebensfähig sind; auch lassen sie sich bei den Regenwürmern, von denen hierbei in der Hauptsache wieder die Rede ist, von vornherein schwerer darstellen. Dies gilt zum Teil wenigstens auch von den

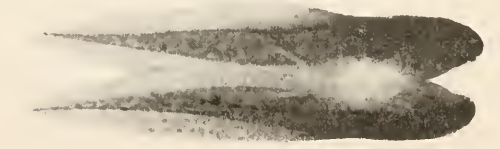


Fig. 116. Gleichsinnige Vereinigung zweier Larven von *Rana esculenta* an der Bauchseite (nach G. Born aus E. Schwalbe, Morphologie der Mißbildungen, Bd. II, 1907).

schon erwähnten seitlichen, dorsalen und ventralen Einheilungen größerer oder kleinerer Körperpartien (z. B. von Kopf- und Schwanzenden), Parallelvereinigungen an der Seite, Bauch- und Rückenfläche, wie sie besonders von Born und Joest bei Amphibien und Lumbriciden vorgenommen wurden (Fig. 111—113, 116—119). Da werden zum Teil in größerem Umfange, zum Teil nur in geringem Maße gleichartige Organe zur Verwachung gebracht und dementsprechend pflegt die Lebensfähigkeit solcher Transplantationen eine recht verschiedenartige zu sein.

Ehe den Vereinigungen von Teilstücken in abnormer Stellung weiter und in anderer Beziehung nachgegangen wird, sind die Verhältnisse der Pflanzen zu beachten, bei denen schon vor längerer Zeit besonders von Vöchting derartige Versuche in zielbewußter Weise angestellt wurden. Dabei wurden ausgeschnittene Pflanzenteile nicht in normaler, sondern in einer anderen Orientierung in die Wunde eingefügt, etwa auf die Weise, daß oben und unten, außen

und innen vertauscht wurde. Verwachsungen kommen zwar auch bei derartigen Überpflanzungen zustande, aber von dauerndem Erfolg sind sie nicht; bald treten mancherlei Störungen ein und eine gedeihliche Entwicklung der überpflanzten Teile wird nicht erreicht, es sei denn, daß es diesen gelingt, eine der natürlichen Orientierung entsprechende Verbindung mit den alten Teilen herzustellen und damit diese selbst bis zu einem gewissen Grade wieder zu gewinnen. Ein derartiges Verhalten entspricht dem früher (S. 106 u. 118) über die starke Ausprägung der Polarität bei den Pflanzen Mitgeteilten. In so ausgesprochenem Maß ist diese Polarität vorhanden, daß Vöchting auf Grund seiner Versuche den bekannten und viel zitierten Vergleich mit dem Magnet zieht. Wie dieser, wenn er auch in Teilstücke zerlegt wird, immer die beiden ungleichwertigen Pole zeigt, so auch die Teile der Pflanze, bei der sich wie beim Magneten ungleichnamige Pole anziehen und gleichnamige Pole abstoßen. Wenn diese Abstoßung zwar keine so ganz entschiedene ist, denn eine zeitweise Vereinigung findet immerhin statt, wie gegen den Vergleich eingewendet wurde, so wird man das Bild doch insofern gelten lassen, als es den schließlichen Effekt in richtiger Weise kennzeichnet.



Fig. 117. Bauchvereinigung einer Larve von *Rana esculenta* mit einer solchen von *Rana arvalis* am 12. Tage (nach G. Born aus E. Schwalbe, Morphologie der Mißbildungen, Bd. II, 1907).

Für die Transplantationen am tierischen Körper kann dieser Satz keinesfalls in so entschiedener Weise vertreten werden und obwohl eine **Vereinigung von Teilstücken mit den gleichnamigen Polen, also in entgegengesetzter Richtung** schwieriger zu erzielen ist, so läßt sie sich dennoch und unter Umständen nicht nur für einige Zeit, sondern mit dauerndem Erfolg durchführen. Um auch jetzt wieder bei dem vorher gewählten, in verschiedener Hinsicht recht instruktiven Beispiel des Regenwurms zu bleiben, so sind bei ihm gleichnamige Pole unschwer zu vereinigen. Wenn dies bei zwei Kopfstücken, die am aboralen Ende durch Nähte verbunden wurden, aus

äußeren Gründen, nämlich weil sie in entgegengesetzter Richtung auseinander stehen, eine gewisse Schwierigkeit hat, so konnte Joest doch auch diesen Versuch zu einem befriedigenden Erfolg bringen (Fig. 109 *E* S. 178). Sehr einfach gestaltet sich hingegen die Verbindung zweier Schwanzstücke mit den vorderen, d. h. den oralen Enden, da die natürliche Richtung ihrer Bewegung sie gegen einander drängt und die Verwachsung hierdurch befördert wird (Fig. 119). Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß an der Verbindungsstelle eine innige Vereinigung der Organe und Gewebe stattgefunden hat, welche derjenigen bei der Verbindung eines Vorder- und Hinterendes in normaler Stellung kaum viel nachgibt, nur daß sie weniger regelmäßig erscheint und etwas langsamer erfolgt als bei normal orientierten Transplantationen. Körperepithel, Hautmuskelschlauch, Darmkanal, Blutgefäße und Nervensystem zeigen sich, wenn auch
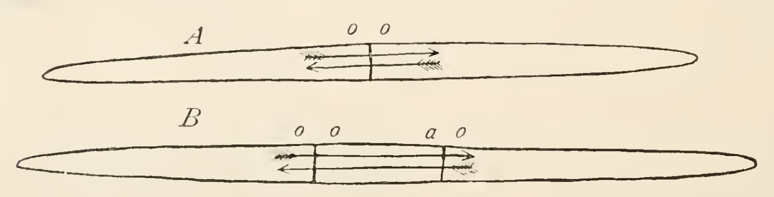


Fig. 118. Schema *A* für zwei vereinigte Schwanzenden; *B* für ein mit zwei Schwanzenden vereinigtes Mittelstück von *Lumbricus*. Die Pfeile bezeichnen die Richtung, in welcher die Reizleitung erfolgt; *o* der vordere (orale), *a* der hintere (aborale) Pol der Teilstücke.

zum Teil in einer weniger exakten Weise, doch jedenfalls durchaus funktionierend vereinigt; besonders am Bauchmark erscheint es von Bedeutung, daß die Reizleitung über die Verbindungsstelle hinweg nach beiden Richtungen von einer Schwanzspitze zur anderen erfolgt (Fig. 118 *A*). Letzteres ist auch dann noch der Fall, wenn mit einem als Mittelstück benützten Körperteil eines Regenwurms am Vorder- und Hinterende je ein Schwanzstück vereinigt wird, so daß ein vorderer mit einem vorderen und ein vorderer mit einem hinteren Pol verwächst, das Mittelstück aber sich zu einem der beiden Schwanzstücke in verwendeter (inverser) Richtung befindet (Fig. 118 *B*). Auch dann erfolgt, wie gesagt, nicht nur die Verwachsung der Organe, sondern auch die Reizleitung geht von einer Schwanzspitze zur anderen in beiden Richtungen vor sich.

Vereinigungen, wie die zuletzt geschilderten, sind an und für sich nicht dauernd lebensfähig, aber da die Regenwürmer ein sehr geringes Nahrungsbedürfnis haben oder doch sehr lange ohne Nahrungsaufnahme zu existieren vermögen, so lassen sich solche vereinigte Schwanzstücke monatelang (bis fast ein Jahr) lebend erhalten. Der Erfolg dieser Versuche zeigt jedenfalls, daß der Einfluß der Polarität zum mindesten sehr stark zurücktritt, denn es ist an den gleichnamigen (oralen oder aboralen) Enden eine Verbindung der Organe eingetreten, durch welche deren lange währendes, vielleicht dauerndes Funktionieren ermöglicht wird. Für letzteres würde der Beweis erst geliefert werden, wenn nach Abschneiden eines Stückes von einem der beiden vereinigten Schwanzenden an die Wunde ein neues Kopfende angesetzt und auf diese Weise ein Wurm hergestellt würde, der ein Mittelstück von verwendeter Stellung enthielte oder wenn sich solches durch direkte Vereinigung dreier Teilstücke erreichen ließe. Ebenso wäre endgiltige Ausschaltung oder Umkehrung der Polarität auf dem von Joest vorgeschlagenen Wege der Ringbildung oder auch noch auf andere, später zu besprechende Weise weiter zu versuchen.

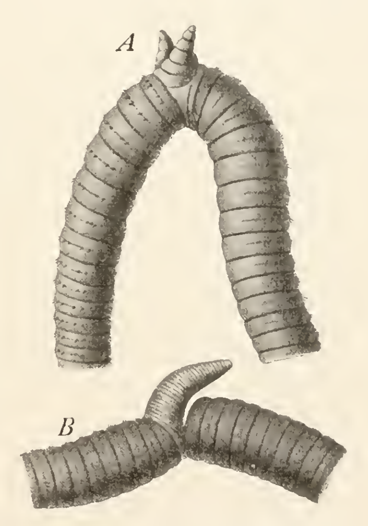


Fig. 119. *A* Bildung zweier Köpfe an der Vereinigungsstelle zweier Schwanzstücke von *Allolobophora terrestris*. *B* An der Vereinigungsstelle zweier um 180° (in der Längsachse) gegeneinander gedrehten Stücke von *All. terrestris* ist ein Schwanzende gebildet worden (nach E. Joest 1897).

Daß sich der Organismus gegen die ihm zugemutete unnatürliche Vereinigung zu wehren und ihr auf andere Weise zu begegnen sucht, geht aus dem von Joest beobachteten Verhalten hervor, wonach nicht selten an der Vereinigungsstelle der beiden Schwanzenden eine neue Kopfbildung erfolgt (Fig. 119*A*), d. h. die Schwanzenden suchen das ihnen fehlende durch Regeneration zu ersetzen. Dabei dürfte das Nervensystem eine wichtige Rolle spielen, indem die Bildung von Regeneraten an der Vereinigungsstelle zweier Schwanzenden (und nach Joests Beobachtungen auch bei andersartigen Trans-

plantationen (Fig. 119 *B*)) wohl besonders dann auftritt, wenn eine Vereinigung der Ganglienketten beider Komponenten nicht stattgefunden hat und somit freie Bauchmarkenden an der Verbindungsstelle vorhanden sind. Dies dürfte in ähnlicher Weise für die von L. V. Morgan an Planarien (unter Drehung beider Komponenten um 180° in der Längsrichtung) hergestellten inversen sog. Dorsoventralvereinigungen gelten, die durch Verwachsung der Oralenden hergestellt waren und bei denen an der Vereinigungsstelle die Neubildung von Köpfen erfolgte. Selbst bei einer Verwachsung der Bauchmarkenden bleibt die Tendenz zur Kopfbildung bei den Lumbriciden noch bestehen und sie wird vielleicht durch eine unvollständige Form der Vereinigung begünstigt; jedenfalls konnte sie auch dann noch beobachtet werden.

Vereinigungen mit den gleichnamigen Polen sind ebenso an Amphibienlarven, Schmetterlingspuppen, Planarien, Medusen und Polypen (Fig. 108—113) mit Erfolg vorgenommen worden und hatten besonders bei den erstgenannten Tieren durch Borns eingehende Untersuchungen eine enge Verbindung der einzelnen Organsysteme erwiesen, wie sie bereits für die Lumbriciden besprochen wurde. Bei den Lepidopteren lieferten die beiden mit den oralen Polen vereinigten Puppen (Fig. 110 *F*) nach vollzogener Metamorphose einen Doppelschmetterling, welcher die Teile von der Schnittstelle rückwärts in zweifacher Zahl aufwies (Crampton). Von diesen Versuchen interessieren besonders die an Hydroidpolypen angestellten, da sie weitergehende Schlüsse gestatten.

Bei *Hydra* gelingt es offenbar leichter als bei anderen Tieren, gleichnamige Pole zu vereinigen (Fig. 108 *C, D*, S. 176), aber auch wenn die Verwachsung bereits vollzogen schien, besteht dennoch die Tendenz, sich wieder zu trennen, zumal wenn es sich um größere Vorderstücke handelt, die mit den aboralen Enden verbunden waren (Fig. 120 *A*). Bei zwei mit den oralen Enden verwachsenen Hinterstücken treten in der Nähe der Vereinigungsstelle leicht Tentakeln auf und zwischen ihnen erfolgt dann eine Durchtrennung, so daß wieder wie vorher zwei Hydren vorhanden sind (Fig. 120 *B—D*). Das letztere Verhalten ist der Neubildung zweier Köpfe an der Vereinigungsstelle der beiden Schwanzenden beim Regenwurm zu vergleichen (Fig. 119),

nur daß freilich bei ihm eine Trennung der beiden Enden nicht so leicht wie bei den Polypen erfolgt.

Nach den von Wetzel gemachten und von anderen Autoren, besonders King und Peebles fortgesetzten Beobachtungen scheint

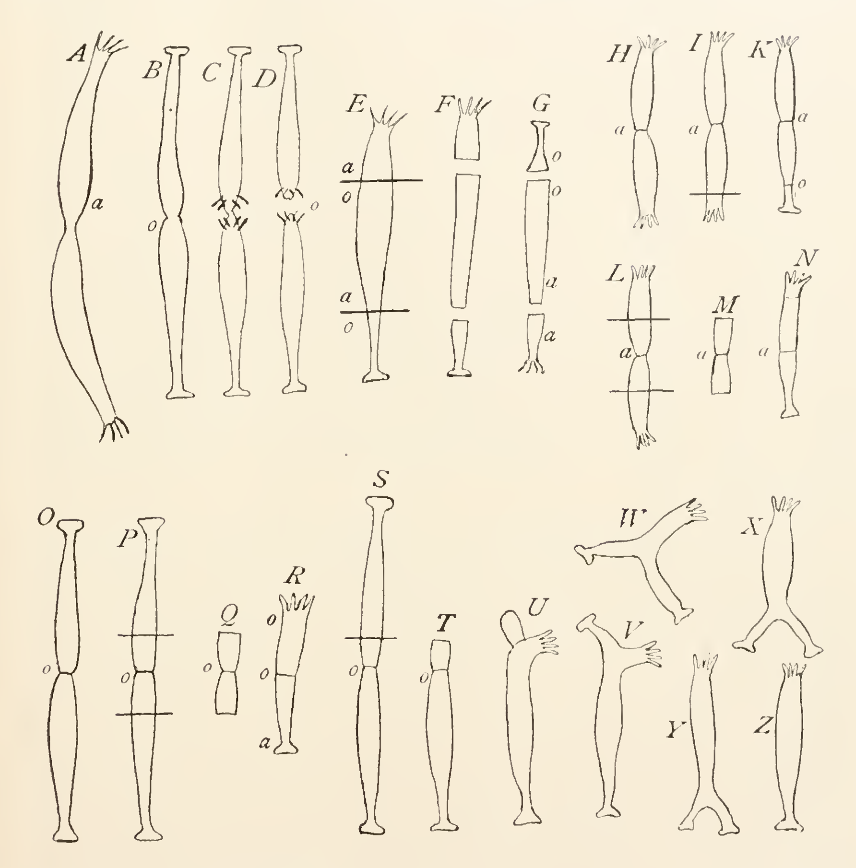


Fig. 120. Verschiedenartige Transplantationen an *Hydra* in schematischer Darstellung. *A* Vereinigung mit den aboralen Enden; *B—D* mit den oralen Enden, Tentakelbildung in der Nähe der Vereinigungsstelle und Trennung; *E—G* Abtrennung und umgekehrte Anfügung des Kopf- und Schwanzstücks; *H—K* Vereinigung mit den aboralen Enden, Abtrennung eines Vorderstücks und Ausbildung einer ganzen Hydra; *L—N* Abtrennung beider Kopfenden bei aboraler Vereinigung und Bildung eines ganzen Tieres; *O—R* Vereinigung mit den oralen Enden, Abtrennung beider Hinterenden und Bildung eines ganzen Tiers; *S—Z* Vereinigung mit den oralen Enden, Abtrennung des größeren Teils eines Komponenten, Bildung eines neuen Kopfes und Fußes, Umarbeitung zu einem ganzen Tier, *o* orales, *a* aborales Ende, Tentakeln und Fußscheibe schematisiert (nach den Versuchen von Wetzel, Peebles und King).

eine endgültige Überwindung der Polarität bei diesen einfach organisierten Tieren durchführbar und jedenfalls mit geringeren Schwierig-

keiten erreichbar zu sein, als bei den früher besprochenen höher stehenden Tierformen. Die betreffenden Versuche wurden in verschiedener Weise vorgenommen, z. B. von Wetzel so, wie es oben für die Lumbriciden als vielleicht durchführbar bezeichnet wurde, nämlich durch Vereinigung von drei Teilstücken, von denen sich das mittlere gegenüber den beiden anderen in verwendeter Stellung befand. Zur Ausführung dieses Versuchs wurde einer *Hydra* der Kopf und Fuß abgeschnitten und ersterer (mit seinem aboralen Ende) an das aborale Ende des Mittelstücks befestigt, während das Hinderende einer anderen *Hydra* (mit seinem oralen Pol) an den oralen Pol des Mittelstücks angefügt wurde (Fig. 120 *E—G*). In diesem Fall waren also zweimal gleichnamige Pole vorhanden (Fig. 120 *G*), nichts destoweniger ging aus dieser zweifachen Transplantation mit abnormer Stellung der Teilstücke ein vollständiges, d. h. einheitliches Tier hervor, welches einige Wochen lebte, sich in einer Weise ernährte und durch Knospung fortpflanzte, die sich von dem normalen. Verhalten einer *Hydra* nicht unterschied.

Werden zwei Vorderenden von *Hydra* mit den aboralen Polen vereinigt und wird dann die vorderste Partie des einen Komponenten dicht unter dem Tentakelkranz abgeschnitten, so kann sich hier eine neue Fußscheibe bilden und es würde somit ein vollständiges, neues Tier auf diese Weise entstehen (Fig. 120 *H—K*). Das kann auch dann geschehen, wenn von jedem der beiden vereinigten Vorderenden ein beträchtlicher Teil nahe an der Verwachsungsstelle abgeschnitten wird (*L* u. *M*). Dann kann sich zwar am einen Ende ein neuer Tentakelkranz, am andern jedoch eine Fußscheibe bilden (Fig. 120 *N*). Ebenso soll eine vollständige *Hydra* dann zustande kommen, wenn bei einer ganz ähnlichen Versuchsanordnung zwei Hinterenden mit den oralen Wundflächen vereinigt und nach geschehener Verwachsung beide Stücke wie bei dem vorigen Versuch in der Nähe der Vereinigungsstelle abgeschnitten werden; es kann dann nämlich am einen Ende ein neuer Kopf, am anderen Ende dagegen ein Fuß zur Ausbildung gelangen (Fig. 120 *O—R*). Die gleiche Vereinigung (von zwei Hinterenden mit oralen Polen) führt auf eine andere Weise zu demselben Ergebnis, wenn nur eines der beiden vereinigten

Hinterenden in der Nähe der Vereinigungsstelle abgeschnitten wird (Fig. 121 *A*). Dann kann an der Schnittfläche ein Kopf zur Ausbildung kommen (Fig. 121 *A*—*C*) und es entsteht dadurch ein vollständiges Tier, dessen vorderer Körperteil eine umgekehrte Orientierung zeigt. Übrigens kann der gleiche Versuch insofern in abweichender Weise verlaufen, als nach Abschneiden des einen Endes (Fig. 120 *S*, *T*) in der Nähe der Vereinigungsstelle ein Kopf zum Vorschein kommt und an der neuen Wundfläche eine Fußscheibe gebildet wird (*U*—*W*), so daß daraus zunächst ein Tier mit einem Kopf und zwei Füßen hervorgeht (Fig. 120 *S*—*W*). Das Ganze erfährt jedoch bald eine Umarbeitung, die zum allmählichen Zusammenfließen der beiden Fußteile und damit zur Ausbildung eines einheitlichen Individuums führt (*V*—*Z*), das jetzt wie eine normale *Hydra* nur einen Kopf und einen Fuß aufweist (Wetzel, Peebles, King).

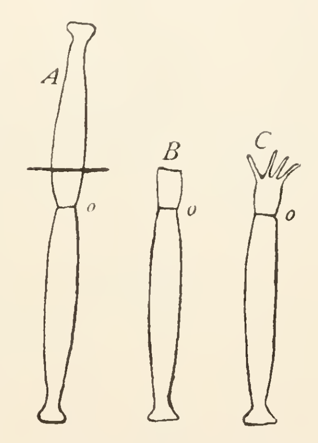


Fig. 121. Zwei mit den oralen Enden (*o*) vereinigte Hydren (*A*); eine davon in der Nähe der Vereinigungsstelle abgeschnitten (*B*); Entstehung von Tentakeln an der neuen Schnittfläche (*C*); bei *o* die vereinigten oralen Enden beider Teilstücke, schematisch.

Derartige Regulationsprozesse in Verbindung mit Transplantationen, wie sie bei dem zuletzt geschilderten Versuch eine Rolle spielen, werden noch weitere, speziell auch bei Hydroidpolypen zu erwähnen sein; hier sollte vor Allem das Verhalten transplantierter Körperteile gegenüber der Polarität und die Möglichkeit einer Umkehrung der letzteren erwiesen werden. In der Tat zeigen diese wichtigen Versuche, auf welche daher etwas näher eingegangen werden mußte, daß wenigstens bei diesen einfach organisierten Metazoen, Teile des Körpers auch in verwendeter Stellung allem Anschein nach dauernd funktionierend in den Körper einbezogen werden können. Ob dabei die aus den früheren Versuchen (von Trembley, Nußbaum, Jshikawa, Wetzel) bekannte Möglichkeit der Gewebsumlagerung eine Rolle spielen könnte, sodann wie sich etwa die Bildung von Heteromorphosen und schließlich auch die Fähigkeit der Knospenbildung zu diesen Vorgängen verhält, muß wohl nach der

bisherigen Kenntnis, die wir davon haben, unentschieden bleiben und kann hier jedenfalls einer Erörterung nicht unterzogen werden.

Übertragung weniger umfangreicher Teilstücke.

(Regulatorische Vorgänge nach Transplantation.)

Es wurde bereits vorher kurz erwähnt, daß in Verbindung mit Transplantationen Regulationsvorgänge zu beobachten sind. Zu ihrem Studium haben sich ebenfalls die Hydroidpolypen als recht geeignet erwiesen, wie die Versuche von Rand, King, Peebles, Driesch und Hefferan zeigten. Von besonderer Bedeutung sind hier die an *Hydra* vorgenommenen seitlichen Einpflanzungen, bei denen sich ergab, daß die auf die Seitenteile übertragenen Stücke gewisse Verlagerungen und Umgestaltungen erfahren können, welche von der Art der Einpflanzung und dem Größenverhältnis des transplantierten Stückes

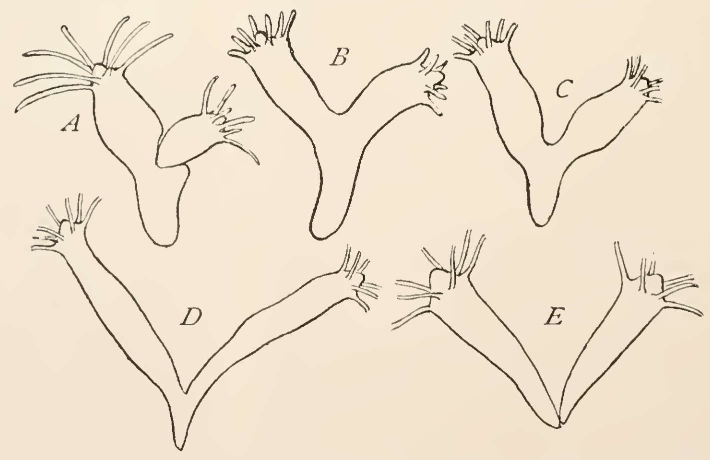


Fig. 122. *A* seitliche Einpflanzung eines tentakeltragenden Vorderstücks in eine *Hydra*; *B* Verschmelzung der Körperschichten des Teilstücks mit denjenigen des Hauptkörpers, die Tiere sind vereinigt; *C—E* Herabrücken des Pfropfstücks nach dem Fuß hin und schließlich Loslösung des Pfropfstücks vom Hauptstück (*E*) (nach W. Rand 1900).

zum ganzen Körper abhängen. Wenn das Pfropfstück nicht das richtige Verhältnis zum übrigen Körper gewinnen kann, pflegt es allmählich nach dem Fußende hin verschoben zu werden und sich dort schließlich von dem Hauptkörper zu trennen (Fig. 122), zumal es bei *Hydra* gewöhnlich an und für sich existenzfähig ist. Der Ver-

lauf dieser Verlagerungen am Körper ist im einzelnen Fall ein recht verschiedener und richtet sich danach, welche Art von Körperstück eingepflanzt wurde, wie umfangreich es war und in welcher Weise die Einpflanzung vorgenommen wurde, wie dies aus den in verschiedenster Weise modifizierten Versuchen von Rand, King und Hefferan zu ersehen ist. Nach Kings Beobachtung kann die Regulation auch in der Weise erfolgen, daß zwar das aufgepfropfte



Fig. 123. Einpflanzung eines Vorderstücks einer mit 6 Tentakeln versehenen, besonders dunkelgrünen *Hydra viridis* an die seitliche Körperwand eines mit 7 Tentakeln ausgerüsteten, mehr lichtgrünen Exemplars derselben Spezies (*A*); *B—D* zeigen die allmähliche Sonderung und Abschnürung eines Teils des Hauptkörpers, während das eingepflanzte Stück mit einem beträchtlichen Teil verbunden bleibt. Das eingepflanzte dunkle Stück ist punktiert, das lichtere Hauptstück hell gelassen (nach H. D. King 1903). *E* der Kopf einer mit 8 Tentakeln versehenen dunkelgrünen *Hydra viridis* eingepflanzt neben den eines helleren achttentakeligen Exemplars. Die dadurch erzielte starke Tentakelanhäufung erfährt später eine Reduktion (nach King 1903).

Stück in den Körper einbezogen wird, dafür aber ein Teil des letzteren sich von seinem eigenen Stamm abschnürt und (wie sonst das aufgepflanzte Pfropfstück) zu einem selbständigen Individuum wird (Fig. 123). Entweder geht die Regulation, d. h. die Herstellung der Körperform nach der Einpflanzung anderer Stücke, durch Abtrennung von Teilen oder durch deren Einbeziehung in den Körper vor sich. Dabei kann das Pfropfstück in seiner Gesamtheit und anscheinend

dauernd dem Körper eingefügt werden; inwiefern es dabei unverändert erhalten bleibt oder nicht, soll hier nicht erörtert werden. Jedenfalls können kleinere Teilstücke aus der Körperwand eines Polypen an jeder beliebigen Stelle eines anderen Polypen eingefügt und anscheinend dessen Körper völlig adaptiert werden. Kopfstücke verhalten sich darin jedoch anders, indem sie sich (nach King) nur dem oralen Ende anfügen lassen. Das Verhalten eines kleineren, am Kopf einer *Hydra* eingeheilten Kopfstückes ist wegen der mit diesem Versuch verbundenen Regulations- und Reduktionsvorgänge von Interesse, indem die durch die Pfropfung bewirkte größere Tentakelzahl (Fig. 123 *E*) durch Verschmelzung und Resorption einzelner Tentakeln soweit reduziert wird, bis sie wieder einer Zahl innerhalb der normalen Variationsbreite der *Hydra*-Tentakeln entspricht. In diesem Fall finden also Veränderungen an dem transplantierten Stück statt, um es in den Verband des Körpers aufnehmen oder in ihm behalten zu können.

Wegen des letzteren Verhaltens und im Hinblick auf die Veränderungen, welche an transplantierten Stücken vor sich gehen können, seien hier noch die an anderen Hydroidpolypen, besonders an *Tubularia* angestellten Versuche erwähnt. Bei diesem Polypen konnte Peebles kürzere Stengelstücke auf längere auch in einer inversen Richtung aufpfropfen und deren Beteiligung an der Polypenbildung feststellen. Diese kann in einer hinsichtlich der Polaritätsverhältnisse recht bemerkenswerten Weise verlaufen, indem der neue Polyp sowohl von dem kleinen (invers transplantierten) Stück, wie auch vom Ende des Stammstücks aufgebaut wird und seine distalen (Mund-) Tentakeln an dem ersteren, die proximalen (Rand-) Tentakeln aber an dem letzteren entstehen (Fig. 124 *B*). So kommt infolge dieser Pfropfung ein neuer, einheitlicher Polyp zustande (Fig. 124 *C*), doch vermag sich auch ein anderer Vorgang einzustellen, d. h. es kann aus jedem der beiden Teile ein Polyp hervorgehen (Fig. 124 *D*), wie die Anlage des doppelten Tentakelkranzes in dem kleinen, wie im Stammstück zeigt. Die Folge der Transplantation ist in diesem Fall die Ausbildung eines umgekehrt orientierten Köpfchens, welches durch sein orales Ende mit dem Mundende des am Stammende entwickelten Köpfchens zu-

sammenhängt (Fig. 124 *E*). Im letzteren Fall ist also die Individualität des aufgepfropften Stückes erhalten geblieben, während sie im anderen Fall zugunsten einer gemeinsamen Ausbildung des Ganzen aufgegeben wurde. Unter dem Einfluß des Stammteils muß offenbar eine Um-

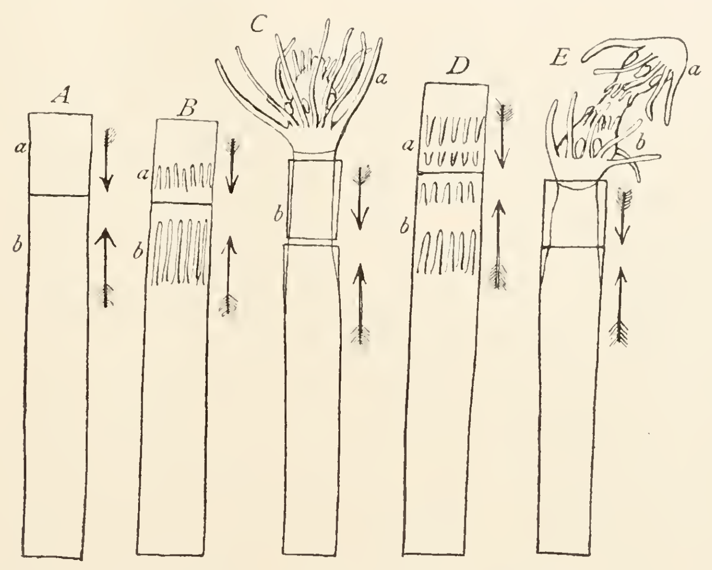


Fig. 124. Aufpfropfung von Stengelstücken (*a*) bei *Tubularia* in umgekehrter Richtung auf das Stammende (*b*) (oraler gegen oralen Pol), wie die Pfeile es andeuten (*A*); *B* Ausbildung der distalen (Mund-)Tentakeln im Pfropfstück, der proximalen (Rand-)Tentakeln im Stammstück; *C* der so gebildete Hydranth im ausgestreckten Zustand; *D* und *E* Entwicklung eines gesonderten Hydranthen im Pfropfstück und am Ende des Stammstücks; beide Hydranthen in *E* ausgestreckt und mit den Mundpolen vereinigt (nach Peebles 1900).

arbeitung des Materials, besonders des eingepflanzten Stückes stattgefunden haben.

Durch Fortsetzung derselben Versuche an *Tubularia* erhielt Driesch noch weiter gehende Ergebnisse, die hier wegen der am Pfropfstück vor sich gehenden Veränderungen interessieren. Die Beobachtungen betreffen ebenfalls Vereinigungen kleinerer Stücke mit dem Stamm in umgekehrter Richtung, wobei das Ergebnis der Bildung eines inversen, mit dem Köpfchen ins Cönosark hineinragenden Hydranthen erzielt wurde. Der letztere erfährt dann aber nach Drieschs Wahrnehmung zugunsten der einheitlichen Ausbildung des Ganzen eine Reduktion, indem seine Konturen undeutlich werden und nach Verlauf von zwei Tagen nichts mehr von ihm zu sehen ist. In

manchen Fällen macht sich dieser Reduktionsprozeß schon zu einer Zeit geltend, wenn der Polyp erst teilweise fertiggestellt ist und er wohl die proximalen, nicht aber die distalen Tentakeln besitzt; bald wird dann auch dieser unvollständige Polyp völlig zurückgebildet. In noch anderen Fällen kommt weder der distale, noch auch der proximale Tentakelkranz zur Ausbildung; beide werden im Gegenteil immer undeutlicher, um allmählich mit der ganzen Köpfchenanlage zu verschwinden. Körperteile, die an eine Stelle gelangt waren, an welche sie nicht gehören, werden also, obwohl sie in dieser Lage eine gewisse Entwicklungsfähigkeit bewiesen, durch einen Reduktionsprozeß von diesem ungeeigneten Ort entfernt. Das Material des bereits ausgebildeten oder erst in Ausbildung begriffenen Teils findet dabei jedenfalls eine weitere Verwendung, sei es, daß in ihm eine Umlagerung der Zellen statt hat oder diese (vielleicht dann, wenn die Differenzierung vorher bereits zu weit vorgeschritten war) nach geschehener Reduktion nur als Nährsubstanz verwendet werden.

Einheilungen kleinerer Teilstücke lassen sich begreiflicherweise bei wirbellosen Tieren wegen deren geringer Körpergröße schwerer erzielen; immerhin gelingen sie unter gewissen Umständen, so konnte sie Joest an Lumbriciden dadurch erreichen, daß größere Körperteile transplantiert und diese dann bis auf einen geringen Rest abgetrennt wurden. Auch ist es gerade beim Regenwurm nicht schwierig, ausgeschnittene Teile der Leibeswand auf Wunden an anderen Teilen des Körpers zu übertragen (Fig. 139, S. 233). Sie verheilen gut und erhalten sich an ihrer Stelle; auch scheinen zunächst keine Veränderungen an ihnen zu erfolgen. Da es sich bei diesen Transplantationen hauptsächlich um heteroplastische Vereinigungen handelte, so wird auf sie noch zurückzukommen sein (S. 232).

Verhältnismäßig weniger umfangreiche Körperteile ließen sich infolge der dafür geeigneten Technik auch bei den Transplantationsversuchen an Puppen übertragen (Fig. 110 *A*—*C*, S. 179) und bis nach vollzogener Metamorphose erhalten. Bei *Planarien* konnten solche wenig umfangreiche Stücke auch in verwendeter (inverser) Stellung zum Einheilen gebracht werden. Nach L. V. Morgans Beobachtung können solche kleine, dem Planarienkörper vorn angefügte Stücke

sehr innig mit ihm verschmelzen und größtenteils in ihn einbezogen werden (Fig. 125 *A—C*), so daß der neue Kopf zum Teil von dem großen, zum Teil von dem kleinen Komponenten gebildet wird und ein einheitlicher Wurm aus der Kombination hervorgeht. Solche regulatorische Vorgänge können sich auch in anderer Weise, z. B. in Form von Verlagerungen des überpflanzten kleineren Stückes geltend machen, indem ein derartiges etwa aus der Körpermitte entnommenes und in umgekehrter Richtung vorn aufgepflanztes Stück sich zwar mit dem Körper verbindet (Fig. 125 *D* u. *E*), aber allmählich mehr nach hinten verschoben wird. Hier kann es dann an seinem freien Ende einen Schwanz ausbilden, nachdem schon vorher am vorderen Ende des Hauptstücks ein Kopf hervorgetreten war (Fig. 125 *F*).

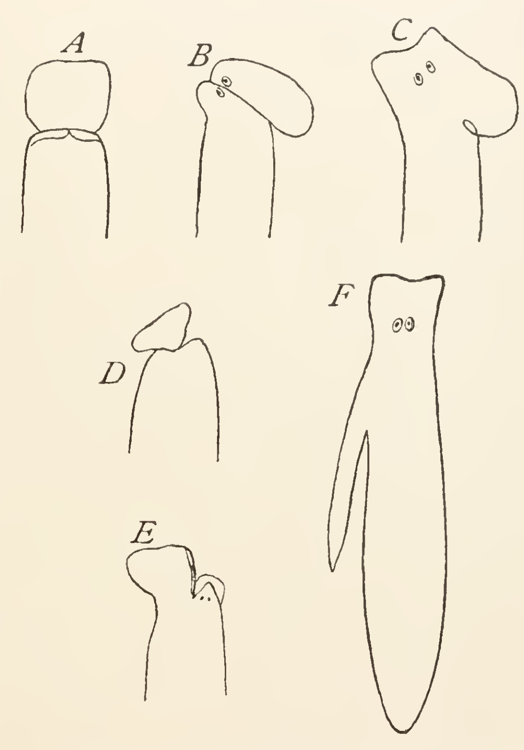


Fig. 125. *Phagocata gracilis*. *A—C* Pfropfung eines kleinen Kopfstückes in inverser Stellung auf das angeschnittene Vorderende; *D—F* ebensolche Pfropfung eines kleinen Stückes aus der mittleren Körperregion. Gemeinsame Kopfbildung beider Komponenten (*A—C*) und Verlagerung des übertragenen kleineren Stückes bei neuer Kopfbildung durch den großen Komponenten (*D—F*) (nach L. V. Morgan 1906).

Bei diesen letzteren Versuchen sieht man also nach der Transplantation eine starke Einwirkung auf die übertragenen Teile stattfinden; daß dies auch bei anderen derartigen Überpflanzungen kleinerer Teilstücke von seiten des übrigen Körpers der Fall sein wird und daß an ihnen Veränderungen auf die Dauer kaum ausbleiben werden, ist anzunehmen. Im Übrigen wird auf die Beeinflussung der bei der Transplantation vereinigten Komponenten in anderer Verbindung noch zurückzukommen sein (S. 231 ff.).

Die Experimente über die Transplantation kleinerer Teilstücke und die hierüber angestellten Betrachtungen leiten bereits hinüber zu den Versuchen über

Transplantation von Organen und Organteilen auf eine gleichartige oder ungleichartige Unterlage,

wie sie insbesondere in der Chirurgie zu Heilzwecken ausgeübt oder zur Erforschung der Existenzmöglichkeit bestimmter Gewebe und Organe unter den veränderten Bedingungen, ebenfalls aus praktisch wichtigen Gründen, ausgeführt werden. Auf diese sehr verschiedenartigen und weit ausgedehnten Versuche auch nur einigermaßen genauer einzugehen, würde den für unsere Ausführungen zu Gebot stehenden Raum allzuweit überschreiten, auch wird man dies von einer derartigen, im allgemein biologischen Sinn gehaltenen Behandlung des Gegenstandes kaum erwarten, doch soll versucht werden, die für eine solche Betrachtungsweise hauptsächlich in Frage kommenden Punkte hervorzuheben. Es handelt sich dabei vor Allem darum, welcherlei Organe und Gewebe sich überhaupt verpflanzen lassen, in welchem Umfang und in welcher Weise dies möglich ist, auf welche Unterlage die Übertragung geschehen kann, ob eine feste, organische Verbindung der transplantierten Teile mit ihrer neuen Umgebung eintritt, ob sie hier dauernd lebensfähig sind, im gleichen Zustand bleiben, oder aber Veränderungen erleiden und welcher Art diese sind.

Versucht worden sind Transplantationen ungefähr mit allen der Technik einigermaßen zugänglichen Organen, indem man sie auf ihre natürliche oder eine andersartige Unterlage übertrug. Man hat Teile der Haut, Cornea, Fettgewebe, Knorpel, Periost, Knochen, Zähne, Muskel- und Sehnenstücke, Partien von Blutgefäßen und Nerven, verschiedenerlei Drüsen, Stücke von Schleimhäuten, vom Darmkanal aus verschiedenen Stellen seiner Wandung, Teile des Exkretionsapparats, Stücke der Blasenwand, der Nieren, aber auch vollständige Nieren, Hoden, Ovarien und Teile von ihnen in verschiedenstem Umfang, nach wechselnden Methoden, auf gleichartige oder andersartige Unter-

lage, je nachdem mit größerem oder geringerem Erfolg übertragen. Die Ergebnisse dieser, wie gesagt in der verschiedensten Weise modifizierten Versuche waren zum großen Teil negativer Natur, doch sind auch manche erfolgreiche, durch die Versuchsanordnung und deren Erfolg überraschende und interessante Resultate darunter.

Mit am einfachsten und daher am längsten und häufigsten ausgeübt ist die Transplantation von Hautstücken geringeren oder auch größeren Umfangs (nach Thierschs Methode Streifen bis zu 10 cm Länge und 2 cm Breite), welche auf eine Wunde der Körperoberfläche übertragen werden; hier verkleben sie durch eine Fibrinschicht mit der Unterlage, worauf sie schon in kurzer Zeit durch einwucherndes Bindegewebe und schließlich auch durch die eintretende Gefäßkommunikation in feste organische Verbindung mit ihrer Umgebung gebracht werden. Daß sie nicht unverändert bleiben, sondern unter dem Einfluß des Körpers, auf den sie übertragen wurden, diesem gewissermaßen angepaßt und ihm ähnlicher gemacht werden, geht zum Teil aus den bald nach der Überpflanzung an solchen Hautstücken eintretenden geweblichen Veränderungen hervor; freilich sind diese mehr degenerativer Natur und hängen mit dem vorgenommenen Eingriff zusammen, so daß sich die hier in Frage kommenden Veränderungen mehr aus dem späteren Verhalten transplantierter Hautstücke ergeben. Mit Sicherheit konnten solche Veränderungen bei der von Thiersch und anderen vorgenommenen Überpflanzung schwarzer auf weiße Haut und umgekehrt von weißer auf schwarze Haut festgestellt werden, wie sie an Negern und Weißen oder beim Tierversuch (am Meerschweinchen von L. Loeb) vorgenommen wurde. Dabei zeigte sich, soweit die Übertragung von Erfolg begleitet war, eine allmähliche Entfärbung der schwarzen auf den weißen Körper überpflanzten Hautlappen und umgekehrt eine zunehmende dunkle Pigmentierung der weißen auf den Neger oder auf schwarze Körperstellen des Tieres übertragenen Hautpartien, was jedenfalls durch Abstoßung der alten und Nachschieben neuer Hautschichten zu erklären ist. Auf das Zustandekommen dieser Veränderungen im Einzelnen und der sie bewirkenden Vorgänge in den

Gewebsschichten kann hier nicht eingegangen werden, doch wird auf das Prinzipielle der Erscheinung noch zurückzukommen sein.

In das Gebiet der Hauttransplantation gehört auch die Einheilung oder Wiederherstellung umfangreicherer und mehr plastischer Körperpartien, wie sie ebenfalls schon seit langem in der sog. Rhinoplastik auf dem Wege der Transplantation ausgeübt wurde. Es erscheint sehr bemerkenswert, daß dabei verhältnismäßig recht umfangreiche Teile der Nase, Ohrmuschel, Fingerspitzen etc. nicht nur anheilen, sondern auch in ihrer Struktur erhalten bleiben sollen, wenn es sich um anderswoher entnommene Partien handelt. Dies gilt vor allem für die Anheilung solcher Teile, die durch eine Hautbrücke bis zu der mehr oder weniger weit fortgeschrittenen Verheilung verbunden blieben, d. h. für die Transplantationen unter Verwendung eines „gestielten Lappens", bei denen durch Vermittlung dieser Brücke eine Ernährung des transplantierten Stückes möglich ist. In dieser Beziehung erscheint besonders ein von E. Küster operierter Fall von Interesse, den Marchand in seinem Buch über Wundheilung erwähnt und der die Herstellung einer Nasenspitze aus der Oberarmhaut betrifft. Als diese auf operativem Wege neu gebildete Nasenspitze zwei Jahre nach der Operation mikroskopisch untersucht wurde, ergab sich, daß ihre Struktur von derjenigen der Nasenhaut verschieden war und vielmehr den Charakter der Armhaut zeigte.

In dieselbe Kategorie zu rechnen sind ferner die vielfach geübten Experimente über das Anheilen verschiedener anderer Körperteile an Stellen, wohin sie nicht gehören, wie die bekannten Versuche von P. Bert dies von dem mit der verletzten Spitze in die Rückenhaut eingeheilten Rattenschwanz zeigen, der dann an der Wurzel abgeschnitten wurde und weiter lebte, indem die Gefäß- und Nervenverbindung hergestellt wurde. Kurz erwähnt seien hier nur die merkwürdigen Übertragungen des jungen Hahnensporns auf den Kamm, in dessen blutreichem Gewebe er genügende Nahrung zu weiterem Wachstum findet, wie es auch mit einem auf dieselbe Unterlage übertragenen Bein eines Hühnerembryos der Fall war. Diese letzteren Fälle bieten insofern ein gewisses Interesse dar, als sie eine

für das Gelingen von Transplantationen (neben anderen, schon erwähnten Umständen) wichtige Regel bestätigen, nämlich daß der überpflanzte Körperteil auf seiner neuen Unterlage recht geeignete Ernährungsbedingungen finden, daß er aber andererseits vor allen Dingen selbst noch bildungs- und lebensfähig sein muß.

Ähnlich wie auf die Haut konnten erfolgreiche Übertragungen auf die entsprechende Unterlage mit Stücken der Cornea, verschiedenartiger Schleimhäute, der Darm- und Blasenwand, verschiedener Drüsen, der Muskulatur, des Knorpels, Knochens und anderer Organe vorgenommen werden. Davon seien hier nur noch die Knochentransplantationen erwähnt, da bei ihnen die Erfolge besonders augenscheinlich sind und recht umfangreiche Defekte der Schädeldecke, sowie solche an den Röhrenknochen der Extremitäten auf diese Weise zur Heilung gebracht wurden. Knochenstücke von beträchtlichem Umfang, z. B. solche von über 10 cm Länge, konnten an den Röhrenknochen der Gliedmaßen in entsprechende Defekte übertragen und fest eingeheilt werden. Die Transplantation weniger umfangreicher Stücke ist eine verhältnismäßig oft vorgenommene Operation.

Hier wurde die Knochentransplantation deshalb herangezogen, weil bei ihr die auch für andere Organtransplantationen immer wieder aufgeworfene Frage, ob die überpflanzten Stücke als solche erhalten bleiben oder eine allmähliche Umwandlung erfahren, besonders nahe liegt und eifrig diskutiert worden ist. Es kommt darauf an, ob die eingeheilten Stücke tatsächlich in so innige organische Verbindung mit ihrer Umgebung treten, daß sie entsprechend ernährt und in ihrer Struktur erhalten werden können oder ob sie, wie vielfach angegeben wird, doch allmählich zur Resorption gelangen und dann den gleichzeitig fortschreitenden Neubildungen nur mehr als Unterlage und Leitbahn dienten. Die Meinungen hierüber sind so wie bei anderen Organtransplantationen sehr geteilt. Die zuweilen beobachtete Tatsache, daß Teile des transplantierten Knochens nach einiger Zeit ausgestoßen werden können, andere aber in der hergestellten Verbindung bleiben, hat man so gedeutet, daß diese als lebensfähig weitere Verwendung finden, was aber möglicherweise auch nur in Form einer bloßen „Unterlage“ für die Neubildungen der Fall zu

sein brauchte. Jedenfalls findet unter Umständen, und dieses Verhalten dürfte hier besonders interessieren, eine Art Umarbeitung der übertragenen Knochenteile statt, welche (z. B. an den Handknochen nach den Beobachtungen von W. Müller und Timann) im Lauf der Zeit und unter Einwirkung des Gebrauchs allmählich die Form der Knochen annehmen, die sie zu ersetzen hatten. Das sind also regulatorische Vorgänge, Umgestaltungen und Umdifferenzierungen, wie sie schon vorher wiederholt in Verbindung mit Transplantations- und Regenerationsvorgängen von den wirbellosen Tieren besprochen wurden (S. 83 ff. und S. 196 ff.).

In mancher Hinsicht sehr lehrreich sind die ebenfalls im großen Umfang vorgenommenen **Transplantationen auf eine andersartige Grundlage**, von denen einige schon genannt wurden, die aber so zahlreich und in so verschiedenen Modifikationen ausgeführt worden sind, daß hier von vornherein auf ihre auch nur einigermaßen erschöpfende Behandlung verzichtet werden muß. Die von Ribbert und anderen angestellten Versuche über die Aufpfropfung verschiedener Organteile, z. B. von Stücken der Cornea, Trachea, Knochen, Drüsen, Leber, Niere, Nebennieren, Hoden, Ovarien u. a. an die Oberfläche von Lymphdrüsen, in die Milz, ins Peritoneum und auf andere Organe haben gezeigt, daß die fremdartigen Organteile mit ihrer Unterlage eine gewisse Verbindung eingehen, eine ziemliche Zeit am Leben bleiben, daß auch Zellteilungen in ihnen stattfinden, ein eigentliches Wachstum freilich zumeist an ihnen nicht wahrzunehmen ist und sie schließlich, vielleicht infolge der ungenügenden Ernährung und Innervierung, wie Ribbert annimmt, zugrunde gehen. Mit kleineren Stücken lassen sich auch derartige Überpflanzungen besser als mit größeren Stücken ausführen, was vielleicht auf ihre leichtere Ernährbarkeit, bessere Versorgung mit Sauerstoff und ähnliche Faktoren zurückzuführen ist (Ribbert).

Von den erwähnten Verpflanzungen einzelner Organteile auf andere seien die in neuerer Zeit (von Stilling, Cristiani, Poll u. a.) ausgeführten Transplantationen von Nebennieren in das subkutane Gewebe, in die Muskulatur, ins Peritoneum, in Niere und Hoden erwähnt, da das Zellgewebe der Nebenniere in diesen Organen noch

monate- und sogar jahrelang nachzuweisen war (Stilling). Ein längeres Erhaltenbleiben der überpflanzten Teile auf andersartiger Grundlage ist auch bei Transplantation drüsiger Gebilde, sowie der Keimdrüsen festzustellen, doch wird darauf noch zurückzukommen sein.

Wie schon früher, so sind auch in neuerer Zeit wieder Verwachsungsversuche zwischen ganz heterogenen Partien ausgeführt worden, die aber dennoch zum Teil recht bemerkenswerte Resultate ergaben. Dies gilt zunächst für die von Marchand veranlaßten Versuche von Saltykow, bei welchen ausgedehnten Experimenten embryonale Körperteile, besonders aber solche erwachsener Tiere auf andere Körperpartien übertragen wurden. Vor allem handelte es sich dabei um die Einpflanzung abgehäuteter Stücke von Ratten- und Mäuseschwänzen unter die Rückenhaut in ähnlicher Weise, wie dies bei den älteren Versuchen von P. Bert geschehen war. Die Stücke heilten nicht nur ein, sondern ließen auch Neubildungen, ja sogar ein gewisses Wachstum erkennen. Freilich ist auch hier die entschiedene Tendenz vorhanden, die auf die ungleichartige Unterlage übertragenen Teile zur Rückbildung zu bringen. Dies macht sich in allen Bestandteilen der übertragenen Partien bemerkbar, indem Knochen und Knorpel bis zur völligen Nekrose zerstört werden und die Neubildungen vom Periost und Perichondrium aus erfolgen. Ebenso werden die anderen Organe, wie Chorda, Muskeln, Gefäße, Bindegewebe angegriffen und größtenteils vernichtet, wobei aber ebenfalls von den noch bildungsfähigen Elementen Neubildungen ausgehen. Einen dauernden Bestand können die neu entstandenen Teile freilich auch nicht haben. Jedenfalls kann nach Saltykow „bei keiner gelungenen Transplantation von einem einfachen Fortleben sämtlicher transplantierter Elemente die Rede sein, wie es früher allgemein angenommen wurde und bis jetzt vielfach angenommen wird; es fallen vielmehr die transplantierten Gewebe einer hochgradigen Degeneration bis zur partiellen Nekrose anheim und werden je nach den mehr oder weniger günstigen Bedingungen von erhalten gebliebenen Teilen aus mehr oder weniger vollkommen regeneriert“.

An ganz andersartigen Objekten unternommen, aber in der Art der Ausführung und auch bis zu einem gewissen Grade in den Er-

gebnissen ähnlich sind die neuerdings von O. Groß angestellten Transplantationsversuche, bei welchen der Experimentator verschiedenen Knochenfischen und Amphibien einzelne Körperteile, z. B. den Unterkiefer eines Forellenembryos unter die Rückenhaut eines ebensolchen oder in die Mundschleimhaut eines Gründlings (*Gobio fluviatilis*) einpflanzte, bezw. zu ähnlichen Versuchen Teile der Schwanzflosse verwendete und entsprechend den ersteren auch solche an Salamanderlarven ausführte. Dabei zeigte sich, daß einzelne Gewebsarten, besonders Bindegewebe, aber auch Epithelien, Anschluß an die Unterlage fanden und teilweise sogar eine recht innige Verwachsung eintrat. Diese beruhte vor allem auf der massigen Entwicklung von Bindegewebe an den Verwachsungsstellen. Nach der Auffassung von Groß dient dieser Vorgang jedoch nicht, wie es zunächst den Anschein hat, der Herstellung einer festen Verbindung zwischen dem Pfropfstück und der Unterlage, sondern er hat vielmehr die Bedeutung, an die Propfstelle deshalb möglichst viel Bindegewebe heranzuschaffen, damit dieses hier eine Resorptionstätigkeit entwickelt und mit dazu beiträgt, die fremden Teile allmählich aufzulösen, zu entfernen und die durch sie belastete Organisation der normalen Beschaffenheit wieder entgegen zu führen. Also macht sich auch hier das Bestreben geltend, die aufgepflanzten Teile nicht als solche dem Körper einzuverleiben, sondern durch regulatorische Reduktionsvorgänge das gestörte Gleichgewicht wieder herzustellen. Das entspricht, wenn auch nicht im einzelnen, so doch im ganzen den auch sonst bei der Übertragung von Geweben und Organen auf andersartige Grundlage gewonnenen Ergebnissen, wie denn auch Stilling (1904) seine Mitteilung über die von ihm in dieser Richtung unternommenen Experimente mit der Bemerkung einleitet: „die zahlreichen Versuche über Transplantation hätten bekanntlich gelehrt, daß die überpflanzten Teile nach einigen Monaten zugrunde gehen, auch wenn eine innige Verbindung mit der neuen Umgebung zustande gekommen und ein vorübergehendes Wachstum eingetreten war“.

Ausnahmsweise allerdings lassen sich die auf eine fremdartige Unterlage überpflanzten Organe längere Zeit am Leben erhalten und zum Funktionieren bringen, wofür Ribberts bekannter Versuch der

Milchdrüsenübertragung beim Meerschweinchen auf dessen Ohr den Beweis liefert. Möglich wurde diese Art der Transplantation dadurch, daß dem zwei Tage alten Meerschweinchen die Anlage der Mamma herausgeschnitten und auf eine am Ohr in Form einer Hauttasche angelegte Wunde übertragen wurde. Hier ließ sie sich nicht nur mit Erfolg einheilen, sondern sie entwickelte sich auch weiter, denn als das Meerschweinchen trächtig wurde und Junge zur Welt brachte, entleerte auch die Milchdrüse am Ohr etwas Milch und die spätere mikroskopische Untersuchung zeigte in ihr funktionierendes Milchdrüsengewebe.

Ebenso hat es sich als möglich erwiesen, die Ovarien (vom Kaninchen und Meerschweinchen) aus ihrer Befestigung loszulösen und an andere Stellen des Peritoneums zu übertragen (Knauer, Gregorieff). Wenn auch die erfolgreiche Transplantation dieser Organe angezweifelt wurde (Arendt), so ist sie dennoch durch Ribberts spätere Untersuchungen und diejenigen anderer Autoren (Schultz, Herlitzka, Simon) bestätigt worden, denn aus ihnen geht hervor, daß in den transplantierten Ovarien die Ausbildung von Eiern ihren Fortgang nimmt. In ähnlicher Weise hat man wiederholt die Überpflanzung der Hoden versucht, da ja solche Übertragungen der Keimdrüsen im Hinblick auf die etwaige Beeinflussung der sekundären Geschlechtscharaktere von besonderem Interesse sind. Das Einheilen ist möglich, auch kann wohl wie bei den vorher erwähnten, auf andersartige Unterlage übertragenen Organteilen vielleicht eine gewisse Weiterentwicklung der Bestandteile des Hodens und seiner Keimzellen stattfinden. Dies wird jedenfalls von Lode bei den von ihnen unternommenen Transplantationen des Hodens in das subkutane Bindegewebe des Hahns angegeben, doch scheinen im ganzen die Hodenübertragungen (wenigstens bei den Säugetieren) wenig Erfolg gehabt zu haben; nach Ribbert ist das schon aus dem Grunde sehr begreiflich, da es sich um eine Keimdrüse mit Ausführgang handelt, die für die Abführung ihrer Produkte auf einen solchen angewiesen ist.

Erfolgreiche Übertragungen von Organteilen sind aber doch auch sonst noch zu erzielen. So lassen sich Teile der Schilddrüse mit dem Erfolg überpflanzen, daß sie auf einer Unterlage, wie z. B.

den Lymphdrüsen, die ihnen bis zu einem gewissen Grade geeignete Bedingungen zur Ergänzung und funktionellen Entwicklung bieten, anwachsen und eine Regeneration erfahren. Die Ursache dieser letzteren erfolgreichen Verpflanzung sieht Ribbert außer in den bei der Übertragung gebotenen günstigen Bedingungen noch darin, daß bei der Schilddrüse auch die einzelnen Teile, die Follikel, eine gewisse Selbstständigkeit haben, daß die Drüse ferner eine gewisse Unabhängigkeit von ihrer Umgebung, d. h. von anderen Organen besitzt. So kommen verschiedene Momente zusammen, um ihre Übertragbarkeit zu erleichtern. Ähnliches gilt nach Ribbert auch für andere Organe und die von ihm wie von anderen Experimentatoren bei ihren Transplantationsversuchen an höheren Wirbeltieren und besonders an Säugetieren gewonnenen Anschauungen lassen sich in dem von Ribbert ausgesprochenen Satz zusammenfassen, daß „nur solche Gewebe mit Erhaltung der Funktion transplantiert werden können, welche am neuen Standort die Bedingungen ihrer Tätigkeit finden, aber von der Beschaffenheit der Umgebung, vom Nerveneinfluß u. dgl. ganz oder doch bis zu einem gewissen Grade unabhängig sind".

Wenn es bei diesen Versuchen gelang, gewisse Organe und Organteile auch auf andersartigen Grundlagen zu einer organischen Verbindung mit ihrer Umgebung und zum weiteren Ausüben ihrer Funktion zu bringen, so ist dabei aber doch zu berücksichtigen, daß dieses Funktionieren in ziemlich bescheidenem Maße stattfindet und von dem normalen Verhalten recht weit entfernt ist, sowie daß ihm durch Ernährungsverhältnisse und andere Bedingungen im Körper für gewöhnlich eine baldige zeitliche Grenze gesetzt ist. Also vermögen derartig transplantierte Organe, auch wenn sie an ihrem neuen Platz zu einer gewissen Ausbildung gelangt sind, dennoch kaum dauernd oder doch nur ganz ausnahmsweise ihre Stellung zu behaupten, sondern fallen regulatorischen Prozessen zum Opfer und gelangen allmählich zur Rückbildung. Aus der Reihe der Versuche, die im Zusammenhang mit jenen gelungenen Experimenten über Schilddrüsen- und Ovarientransplantation angestellt wurden, ist dies auch ohne weiteres zu entnehmen, da an manchen der übertragenen Organe und Organteile bereits Rückbildungsvorgänge in einem ziemlichen Umfang bemerkbar waren.

In neuerer Zeit ist es wiederholt gelungen, Organe von so beträchtlichem Umfang wie die Nieren mit anscheinend recht gutem Erfolg zu übertragen, wie aus den nach dieser Richtung wiederholt ausgeführten Versuchen von Ullmann, Carrel, Garré und seinen Schülern hervorgeht. Von Bedeutung ist dabei vor Allem die Wiederherstellung der Gefäß- und Nervenverbindung, weshalb ihr, d. h. speziell der ersteren, auf Veranlassung Garrés in neueren Untersuchungen von Stich, Mattkas und Dowman ganz besondere Aufmerksamkeit gewidmet wurde. Bei Anwendung einer sehr sorgfältigen Technik ließen sich recht erfolgreiche Gefäßtransplantationen erzielen, bei denen es nicht nur gelang, Arterienstücke mit Arterien zu vereinigen, sondern auch Stücke der Venen in eine Arterie einzupflanzen und die Wandverdickung dieser übertragenen Stücke, also ihre Anpassung an den arteriellen Blutdruck festzustellen*).

Mit Hilfe der von den Chirurgen so musterhaft ausgebildeten Technik erwies es sich als durchführbar, die Niere eines Hundes durch diejenige eines anderen zu ersetzen und bei richtiger Vereinigung der zuführenden und ableitenden Gefäße, sowie des Harnleiters mit der Blase, die Harnsekretion in Gang zu bringen. Aber sogar dann konnte die Niere in Funktion erhalten werden, wenn bei diesen Versuchen die Niere eines Hundes an den Hals desselben Tieres versetzt und hier die Nierenarterie mit der Arteria carotis, sowie die Nierenvene mit der Vena anonyma vereinigt wurde. Wenn im ersteren Fall die weitere Lebens- und Funktionsmöglichkeit des überpflanzten Organs unter der Voraussetzung einer Herstellung der Innervierung und genügender Befestigung vorhanden ist, so erscheint ihre Fortdauer im zweiten Fall infolge der unnatürlichen Bedingungen von vornherein so gut wie ausgeschlossen. — Abgesehen von ihrer praktischen Bedeutung sind derartige Versuche jedenfalls noch insofern von Interesse, weil sie uns zeigen, wie auch bei den hoch organisierten Tierformen, ganz ähnlich, wie es früher für die niederen, einfach gebauten Tiere be-

*) Über Gefäß- und Nierentransplantation machte Garré in seinem Vortrag auf der Naturforscherversammlung in Stuttgart genauere Mitteilungen, die zum Teil durch die oben genannte Untersuchung aus der Breslauer chirurgischen Klinik ergänzt werden und späterhin eine noch weitere Vervollständigung erfahren sollen.

schrieben wurde, weitgehende Verlagerungen einzelner Körperteile möglich sind, ohne daß diese dadurch zunächst in ihrer Funktion gehindert werden oder ihre Lebensfähigkeit einbüßen.

Gerade bei der Überpflanzung so umfangreicher Organe tritt die Notwendigkeit recht deutlich zutage, daß die zu übertragenden Teile bei genügender Lebensfähigkeit einen möglichst baldigen Anschluß an entsprechende Teile finden, damit zunächst vor allem ihre Ernährung gewährleistet wird und alle sonst nötigen Verbindungen dann ebenfalls hergestellt werden. Daß dies bei umfangreicheren und komplizierteren Organen schwieriger sein wird, als bei kleineren Stücken, liegt auf der Hand und es wurde schon früher (S. 206) darauf hingewiesen, daß mit letzteren wohl infolge der günstigeren Ernährungsmöglichkeit und leichteren Sauerstoffzufuhr die Transplantationen besser zu gelingen pflegen. Auf die Berücksichtigung der funktionellen und sonstigen Reize als Erfordernis erfolgreicher Transplantationen machte bereits Roux in seinem Kampf der Teile im Organismus (1881) ausdrücklich aufmerksam; er sprach im Hinblick darauf von einer funktionellen Transplantation (Implantation), die eben im Anschluß an entsprechende Teile besteht. „Wo ein Teil eines Organismus die gewohnten Bedingungen findet", sagte Roux bei jener Gelegenheit, „da vermag er sich zu erhalten, einerlei auf welchem Individuum" und an welcher Stelle, kann man vielleicht hinzufügen, wobei freilich berücksichtigt werden muß, daß es offenbar sehr schwierig und nur verhältnismäßig selten möglich erscheint, an anderen als den dafür bestimmten Stellen die geeigneten Bedingungen für den zu übertragenden Körperteil zu schaffen.

Wie schon früher (S. 182) bemerkt wurde, hat das Alter der Tiere so wie bei der Regeneration, auch bei der Transplantation einen Einfluß auf das Gelingen oder Mißlingen der Versuche. Es liegt daher nahe, daß sich Übertragungen von Teilstücken und zwar auch auf andersartige Grundlage an sehr jungen Individuen oder an solchen, die noch in der Entwicklung begriffen sind, d. h. also an Larven oder Embryonen, in größerem Umfange und mit besserem Erfolge als an erwachsenen

Tieren vornehmen lassen. Dies führt uns zu den schon vorher kurz berührten, sowohl nach der Art ihrer Ausführung, wie auch in ihrer Fragestellung und deren Beantwortung besonders interessanten und erfolgreichen Versuchen über

Embryonale Transplantation.

Eingeleitet worden war diese neue und aussichtsreiche Richtung der experimentellen Zoologie und Entwicklungsgeschichte durch Borns bereits mehrfach herangezogene Versuche an Amphibien-Embryonen, welche auf späteren Entwicklungsstadien aus der Eihülle genommen wurden und die sich zur Vornahme von Vereinigungen größerer oder kleinerer Teilstücke als sehr vorteilhaft erwiesen (Fig. 111—113, S. 181). Abgesehen von den früher erwähnten Vereinigungen in verwendeter Stellung ließen sich kleinere Teilstücke auf Körperregionen übertragen, in welche sie nicht gehören, z. B. Stücke des vorderen oder hinteren Körperendes an die Bauchseite und ähnliche Überpflanzungen, bei denen notwendigerweise ungleichartige Organe auf einander treffen, trotzdem aber eine innige Verbindung eintritt, so daß diese als eine dauernde erscheint. Da sie jedoch eine höchst unnatürliche ist, so ist anzunehmen, daß gewiß regulatorische Reduktionen erfolgen und das eingepflanzte Stück schließlich ganz oder doch teilweise entfernen, d. h. zur allmählichen Rückbildung bringen würden, falls das betreffende Tier lange genug am Leben bleibt. Mehr als dieses Verhalten interessiert bei den hier anzustellenden Erörterungen dasjenige der auf jüngere Embryonalstadien transplantierten Teile, welches Verhalten in einer Reihe neuerer Untersuchungen (von Harrison, Braus, Spemann, Banchi, Lewis u. a.) verfolgt wurde. Dadurch konnte erwiesen werden, daß einzelne, verhältnismäßig nicht umfangreiche Partien dem Körper entnommen und auf eine andere Stelle übertragen, sich dort in der ihnen eigentümlichen Weise weiter entwickeln. So entnahm Braus unter Verwendung einer feinen Lanzette die kleine, erst knospenförmige Anlage der vorderen Extremität einer noch sehr jungen Krötenlarve und pflanzte sie in eine Wunde an einer anderen Körperstelle, z. B. am Kopf einer gleichaltrigen Larve ein (Fig. 126), wo sie nicht nur gut einheilte, sondern sich später zur

Zeit der Metamorphose zu einer überzähligen vorderen (bekanntlich nur vierfingrigen) Extremität entwickelte (Fig. 127).

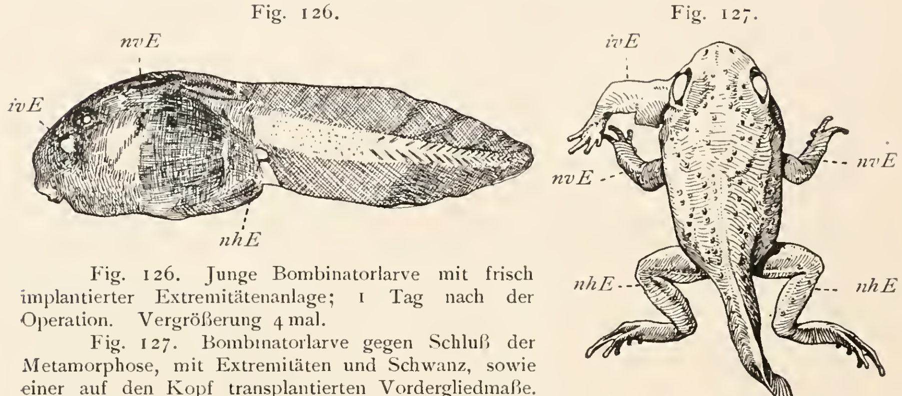


Fig. 126. Junge Bombinatorlarve mit frisch implantierter Extremitätenanlage; 1 Tag nach der Operation. Vergrößerung 4 mal.

Fig. 127. Bombinatorlarve gegen Schluß der Metamorphose, mit Extremitäten und Schwanz, sowie einer auf den Kopf transplantierten Vordergliedmaße. Vergrößerung 2 mal. *ivE* implantierte Vorderextremität, *nvE* normale vordere Extremität, *nhE* normale hintere Extremität (beide Figuren nach H. Braus 1905).

Bei anderen Versuchen, die in ähnlicher Weise auch von Banchi ausgeführt wurden, geschah die Einpflanzung der Anlage einer vorderen oder hinteren Extremität neben derjenigen der Hintergliedmaße (Fig. 128) und bei der Metamorphose erschien dann dementsprechend neben dieser eine überzählige vierfingrige Vorderextremität oder eine

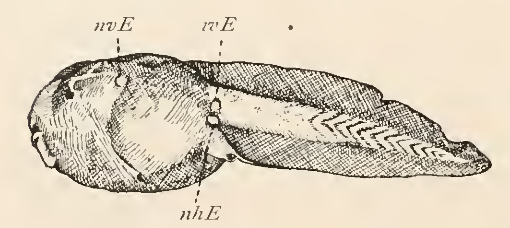


Fig. 128. Junge Bombinatorlarve mit einer frisch implantierten, überzähligen Gliedmaßen-Anlage, 1 Tag nach der Operation. Vergrößerung 4 mal. *ivE* implantierte Vorderextremitätenanlage, *nhE* normale hintere, *nvE* normale vordere Extremitäten-Anlage (nach H. Braus 1905).

mit fünfzehigem Fuß ausgestattete Hintergliedmaße (Fig. 129 *A* u. *B*). In diesen Versuchen tritt also sehr deutlich hervor, worauf auch Braus besonderes Gewicht legt, daß sich die Entwicklung dieser überpflanzten Anlagen nicht von ihrer neuen Umgebung beeinflußt, d. h. im Sinn von Roux nicht als abhängige Differenzierung, sondern als Selbstdifferenzierung zeigt.

Wie die der Anlage eigentümliche Entwicklungsrichtung beibehalten wird, ergibt sich auch aus anderen derartigen Versuchen, z. B. aus der Übertragung der eben erst angelegten Vordergliedmaße

auf die zum größten Teil entfernte Anlage einer hinteren Extremität, wodurch auf deren Stumpf ein Arm mit einer vierfingrigen Hand zur Ausbildung kommt (Fig. 130).

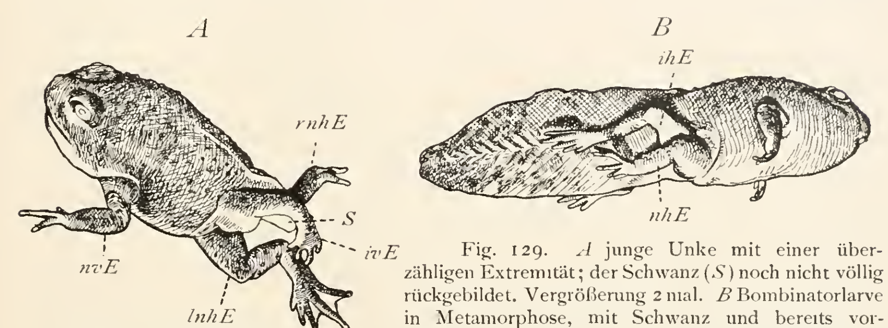


Fig. 129. *A* junge Unke mit einer überzähligen Extremität; der Schwanz (*S*) noch nicht völlig rückgebildet. Vergrößerung 2 mal. *B* Bombinatorlarve in Metamorphose, mit Schwanz und bereits vorhandenen Vorderbeinen, sowie einer (implantierten) überzähligen Hintergliedmaße. Vergrößerung 2 mal. (Nach H. Braus 1905). *ihE* und *ivE* implantierte Hinter- und Vorderextremität, *nvE* normale Vorderextremität, *nhE* normale Hinterextremität, *lnhE* und *rnhE* normale linke und rechte Hinterextremität.

Mit der Überpflanzung der Extremitätenanlage gelangt auch der in ihr enthaltene Schultergürtel zur Entwicklung, sowie die der Extremität zukommende Muskulatur, ihre Blutgefäße und Nerven, die dann nach innen hin Anschluß gewinnen. Daß die Differenzierung der Extremitätenanlage unabhängig vom Zentralnervensystem vor sich geht, liegt auf der Hand und wurde schon bei Besprechung der Regenerationserscheinungen (S. 152) hervorgehoben. Abgesehen davon, daß diese Versuche sich als ein wertvolles Mittel für die Prüfung der prospektiven Bedeutung einzelner Regionen des Embryonalkörpers erweisen und somit für die Ausführung einer „Embryonalanalyse" sehr bedeutungsvoll sind, sah Braus in ihnen mit Recht einen Prüfstein für die wichtige Frage der Entstehung der peripheren Nerven. Bei dieser vielumstrittenen Frage handelt es sich bekanntlich vor allem darum, ob die Nervenfasern durch Aus-

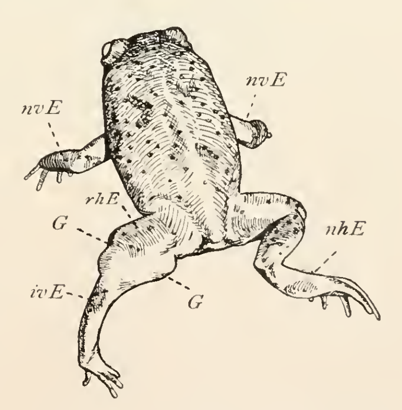


Fig. 130. Junge Unke mit 3 Armen und nur einem Bein. Vergrößerung 2 mal. *nvE* normale vordere, *nhE* normale hintere Extremität, *ivE* implantierte vordere Extremität, *rhE* regenerierter Oberschenkel der entfernten hinteren Extremität, *GG* Grenze zwischen Pfropfstück und Regenerat (nach H. Braus 1905).

wachsen von den Ganglienzellen, d. h. vom Zentrum aus ihre Entstehung nehmen und die Zellen der Schwannschen Scheide sich ihnen nachträglich anlegen oder aber ob sie gerade von diesen letzteren gebildet werden, die sich, wie die Glieder einer Kette hintereinander angeordnet, vom Zentrum zur Peripherie erstrecken; vielleicht könnten die Nerven auch noch durch andersartige Zelldifferenzierung entstehen. Da nun in den von Braus vorgenommenen Versuchen Nerven auch in den überpflanzten Gliedmaßenanlagen (im Verlauf der weiteren Entwicklung) zu finden sind, die wohl kaum durch Auswachsen der Nerven von der Unterlage hierher gelangt sein können und deren Anschluß an das Nervensystem der Larve erst später erfolgt sein dürfte, so scheint die strittige Frage im Sinn derjenigen Autoren entschieden zu sein, welche gegen das Auswachsen der Nervenfasern von den Ganglienzellen, bezw. vom Zentrum her und für die Möglichkeit einer von diesem unabhängigen Neubildung sprechen, wie sie besonders von Bethe vertreten wird (S. 152).

Ähnliche Fragen hatte auch Harrison durch seine Regenerations- und Transplantationsversuche an Amphibienlarven zu beantworten gesucht; freilich kann man nicht sagen, daß die Antworten auf die gestellten Fragen sich bisher einer großen Übereinstimmung erfreuten, doch ist dabei zu beachten, daß man sich noch ganz im Anfang gerade dieser Richtung der experimentellen Forschung befindet. Ein wichtiger Versuch von Harrison bezieht sich ebenfalls auf die Frage nach der Entstehung der Nervenfasern und wurde durch Entfernen der (beiderseits vom Medullarrohr gelegenen) Ganglienleiste ausgeführt, welche das Material für die Bildung der Schwannschen Zelle enthält. Da trotzdem Nervenfasern, aber freilich solche ohne Schwannsche Scheide, entstanden, konnten sie nicht aus jenen Zellen hervorgegangen sein; woher sie kommen, war damit noch nicht entschieden, aber die Vermutung blieb immerhin bestehen, daß sie durch Auswachsen von den Ganglienzellen ihren Ursprung nehmen. Jedenfalls schien damit das Resultat eines anderen Versuches von Harrison übereinzustimmen, bei welchem durch Anbringen eines Schnittes eine bestimmte Körperregion, etwa eine Gliedmaßenanlage, im frühen Entwicklungsstadium vom Zentralnervensystem isoliert

wird, und daraufhin diese Region, also die sich daraus entwickelnde Extremität, von Nerven frei bleibt. Dieses Ergebnis scheint vorläufig in einen gewissen Widerspruch mit den weiter oben besprochenen Versuchen von Braus zu stehen. Aus den hier behandelten, wie aus Harrisons früher (S. 152) erwähnten Versuchen geht übrigens hervor, daß gewisse Entwicklungs- und Differenzierungsvorgänge ohne Beeinflussung von seiten des Nervensystems erfolgen.

Harrisons auf die Entwicklung der Seitenlinie bei den Amphibien bezüglichen Experimente, erläutern in höchst instruktiver

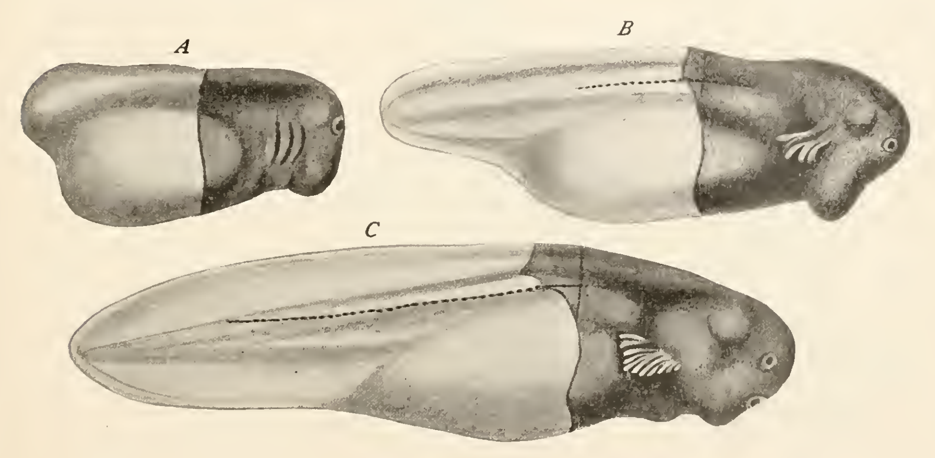


Fig. 131. Larven, aus dem Vorderende von *Rana sylvatica* und dem Hinterende von *R. palustris* zusammengesetzt. *A* 2 Stunden nach der Operation; *B* 26 Stunden nachher; *C* 51 Stunden nachher, am Rücken reicht die Haut des Vorderstücks etwas über die Grenze des Hinterstücks. Die in *A* noch fehlende dunkle Seitenlinie des Vorderstücks ist in *B* bereits ein großes Stück auf den hinteren Komponenten, in *C* noch viel weiter, auf das Gebiet des Schwanzes vom Hinterstück vorgewachsen (nach R. G. Harrison 1904).

Weise ein Übergreifen der Entwicklungsvorgänge von einem der beiden mit einander vereinigten Stücke auf das andere. Die betreffenden Beobachtungen waren dadurch in besonders schöner Weise ausführbar, daß die beiden zu den Versuchen benützten Froscharten (*Rana palustris* und *sylvatica*) verschieden gefärbte, nämlich hellgelbe und dunkelbraune Larven besitzen. Werden Teilstücke dieser Larven in verschiedenen Kombinationen, etwa ein dunkles Vorderstück von *R. sylvatica* mit dem hellen Hinterstück von *R. palustris* vereinigt (Fig. 131) oder einer solchen hellgefärbten Larve am Rücken aufgepflanzt (Fig. 132), so sieht man die dunkle Seitenlinie des vorderen

Komponenten in das helle Hinterstück, dessen Seitenlinie noch nicht vorhanden war und überdies normaler Weise hell erscheint, allmählich hineinwachsen und sich weiter nach hinten fortsetzen (Fig. 131 u. 132). Auf dieses Verhalten ist deshalb besonderes Gewicht gelegt worden, weil es den Beweis für das auf andere Weise nicht festzustellende Auswachsen der Seitenlinie von vorn nach hinten liefert und weil letzteres bezüglich der Verbreitung des Organs in der hinteren Körperregion, trotz seiner Innervierung vom Vagus, bestimmte phylogenetische Schlußfolgerungen zuläßt, d. h. auf eine allmähliche Ausdehnung des ursprünglich nur der Kopfregion zukommenden Organs nach hinten schließen läßt.

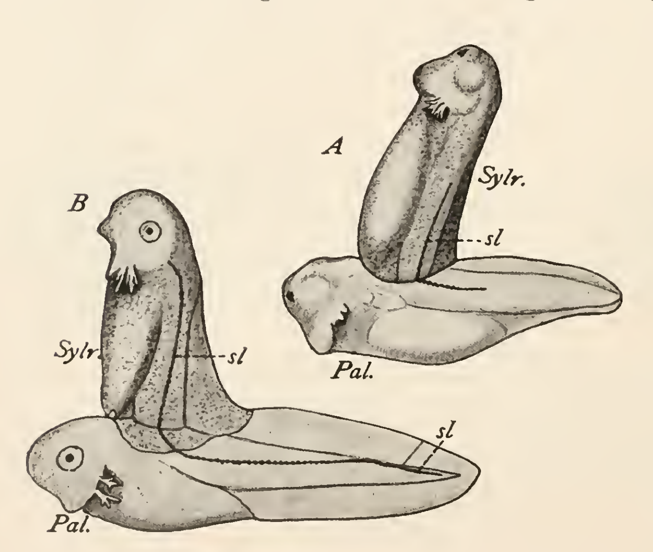


Fig. 132. Ein des Schwanzendes beraubter Embryo von *Rana sylvatica* in eine Rückenwunde von *R. palustris* eingepflanzt. *A* 1 Tag, *B* 3 Tage nach der Vereinigung, *sl* Seitenlinie (nach R. G. Harrison 1904).

Nicht weniger interessant und ergebnisreich sind die in den letzten Jahren von einer Reihe von Forschern ebenfalls an Amphibienlarven unternommenen Versuche über experimentelle Beeinflussung der Augenentwicklung (Spemann, Lewis, Bell, Schaper, Mencl, King, Levy). In dieser Beziehung wurde besonders auch durch Transplantationsversuche eine Lösung der Frage angestrebt, ob und auf welche Weise sich die beiden zunächst voneinander getrennten Anlagen (Fig. 133 *A*—*C*), d. h. die vom Gehirn ausgehende primäre Augenblase und die als Ektodermverdickung entstehende Linsenanlage, sich gegenseitig beeinflussen. Da die Augenblase früher als die Linsenanlage entsteht, so läßt sich, bevor letztere angelegt wird, die über der Augenblase gelegene Partie der embryonalen Hautdecke

von *Rana* durch ein Stück anderer Haut ersetzen und Lewis führte einen Teil seiner schönen Versuche auf die Weise aus, daß er ein kleines Stück aus der Haut des Hinterleibs einer Larve von *Rana*

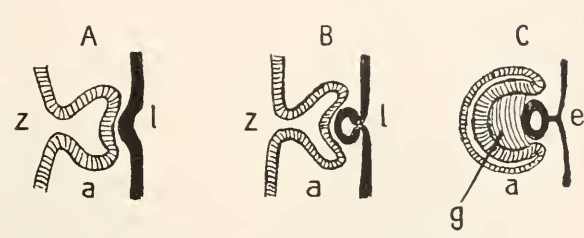


Fig. 133. Schematische Darstellung der frühen Entwicklung des Wirbeltierauges. *A* Einsenkung der Linsengrube (*l*) in die primäre Augenblase (*a*), die durch einen Stiel mit dem Zwischenhirn (*z*) in Verbindung steht; *B* späteres Stadium, *C* das Linsensäckchen (*l*) im Begriff, sich vom Ektoderm abzurchnüren; die Augenblase (*a*) ist infolge der Einstülpung zweischichtig geworden, zwischen ihrer Innenwand und der Linse der Glaskörper (*g*).

sylvatica auf den Kopf von *R. palustris* übertrug. Dabei zeigte sich, daß Teile der Haut, die an und für sich gar nichts mit der Linsenbildung zu tun haben, durch die darunter liegende Augenblase zu einer solchen Neubildung veranlaßt werden (Fig. 134 *A*). Ganz dasselbe geschieht auch dann, wenn die Augenblase vom Gehirn ab-

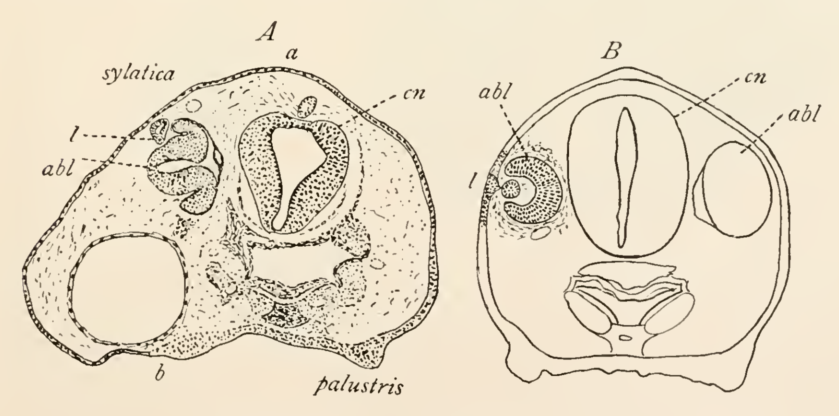


Fig. 134. *A* Linsenbildung nach Überdeckung einer Kopfwunde am Embryo von *Rana palustris* mit einem Hautstück von *R. sylvatica*; die Buchstaben *ab* zeigen die Grenze des eingepflanzten Hautstücks an; *B* Linsenbildung an einer nicht dafür bestimmten Hautstelle über der weiter nach hinten verlagerten Augenblase. Beide Figuren stellen Querschnitte durch den Vorderkörper dar; *abl* Augenblase, *l* Linse, *cn* zentrales Nervensystem (nach H. W. Lewis 1904).

getrennt und an einer anderen Stelle unter die Haut verlagert wird. Die aus ihrem natürlichen Zusammenhang gelöste Augenblase entwickelt sich an ihrer neuen Lagerstätte nicht nur weiter, sondern

ruft auch in dem darüber gelegenen Ektoderm die Linsenentwicklung hervor (Fig. 134 *B*).

In ähnlicher Weise kann nach den von Lewis an *Amblystoma* fortgesetzten Experimenten die Cornea aus anderem als dem für sie ursprünglich bestimmten Material hervorgehen oder sie unterbleibt andererseits und das betreffende Zellenmaterial erfährt die Entwicklung

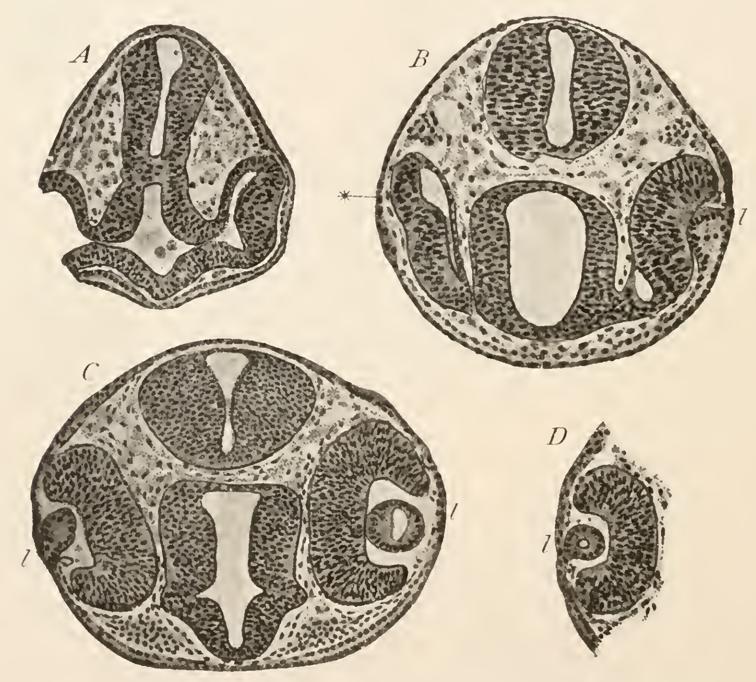


Fig. 135. Querschnitte durch den Kopf junger Tritonenlarven. *A* primäre Augenblase im Begriff sich in den Augenbecher umzuwandeln, Linsenanlage noch nicht vorhanden, Augenbecher der einen Seite (links) teilweise entfernt; *B* normales Auge weiter entwickelt, mit solidem Linsenzapfen (rechts), das operierte Auge der anderen Seite in Restitution begriffen (links); *C* normales Auge weiter entwickelt, Linsenbläschen von der Epidermis abgeschnürt (rechts), operiertes Auge wieder hergestellt, Linse in Neubildung aus der Epidermis; *D* operiertes Auge mit dem sich ablösenden Linsenbläschen *(l)* (nach Spemann 1904).

zur Cornea nicht, wenn die normaler Weise unter ihm liegende Augenblase entfernt wird. Das Material scheint somit weder vorher für die Corneabildung bestimmt zu sein, noch erscheint diese als Selbstdifferenzierung, vielmehr ist sie abhängig von der Correlation zwischen der Augenanlage und dem darüber liegenden Ektoderm.

Die Bildung der Linse aus anderen als den dafür bestimmten Teilen des Ektoderms war auch durch Spemanns Versuch nachgewiesen

worden, der darauf hinausging, die linsenbildende Ektodermpartie zu entfernen (Fig. 135 *A*). Daraufhin schlossen sich Zellen, die vorher im äußeren Umkreis der Augenblase lagen, über dem Augenbecher zusammen und lieferten, ähnlich wie bei der normalen Linsenbildung, eine zapfenförmige Einwucherung, die neue Anlage der Linse, die dann zur weiteren Entwicklung gelangte (Fig. 135 *B*–*D* u. Fig. 136). Aus der früheren Darstellung (S. 74) ist bereits bekannt, daß die Linse hinsichtlich ihres Bildungsmaterials nicht wählerisch ist und sogar aus ganz andersartigen und abweichend differenzierten Teilen des Auges, z. B. dem Irisrand hervorgehen kann. Durch seine verschiedentlich modifizierten Verlagerungsversuche mit Teilen des Froschauges glaubte neuerdings Bell erweisen zu können, daß die Linse von recht verschiedenartigen Teilen gebildet werden kann, nämlich 1. von der Pigmentschicht der Retina, 2. aus überpflanzten Gehirnteilen eines anderen Embryos, 3. vom Ektoderm über dem Mittelhirn, 4. aus dem Strang von Ektodermzellen, welche die Anlage des Geruchsorgans repräsentieren[27]).

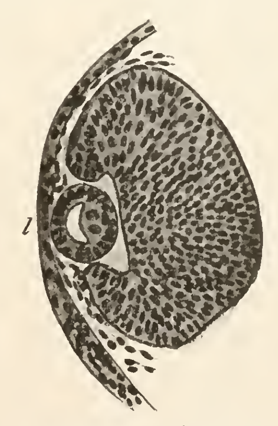


Fig. 136. Weitere Ausbildung des operierten Tritonauges, Linsenbläschen *(l)* losgelöst und weiter entwickelt (nach Spemann 1904).

Eine andere Frage wollen die von Spemann ebenfalls mit Teilen der in Entwicklung begriffenen Augen unternommenen Transplantationsversuche beantworten, Spemann ging bei diesen Versuchen auf frühere Stadien zurück und suchte noch vor Einfaltung der Medullarrinne, d. h. also vor der Bildung des Nervenrohrs, an der sog. Medullarplatte den Bezirk für die Augenentwicklung abzugrenzen und den Zeitpunkt festzustellen, in welchem dieser Bezirk zu seiner späteren Aufgabe (der Augenbildung) bestimmt wird. Zu diesem Zweck wurde ein viereckiges Stück aus der vorderen Partie der Medullarplatte mittelst einer für diesen Zweck besonders hergerichteten Glasnadel herausgeschnitten und in umgekehrter Orientierung wieder eingeheilt. Wenn dabei die richtige Stelle getroffen wurde, gelang es tatsächlich, einen Teil der Augenanlagen nach hinten und dort zur weiteren Entwicklung zu bringen, d. h. es kamen außer

den beiden normal gelegenen vorderen Augen zwei weiter nach hinten liegende, also im Ganzen vier Augen in mehr oder weniger vollständiger Ausbildung zur Entwicklung. Damit war bewiesen, daß an der Medullarplatte bereits scharf abgegrenzt die Augenbezirke vorhanden sind, sowie daß sie sich in der anderen Umgebung in der ihnen eigentümlichen Weise, durch „selbständige Differenzierung" im Sinne Rouxs weiter entwickeln, wie dies durch die vorher besprochenen Versuche von Braus für die Extremitäten gezeigt wurde.

Dasselbe gilt auch für andere Teile und es sei in dieser Beziehung nur ganz kurz ein Versuch von Bell erwähnt, bei welchem das Ektoderm der Nasalregion am Froschembryo noch ehe die Nasenplatte aufgetreten war, auf eine entsprechende Wunde über der Augenblase derselben Seite übertragen wurde und sich an dieser neuen Stelle die weitere Entwicklung der transplantierten Nasenanlage vollzog. Diese erwies sich somit als unabhängig von ihren sonstigen, normalerweise vorhandenen Beziehungen zu Gehirn und Pharynx.

Auch der dritte, dem Transplantationsversuch zugängliche Sinnesapparat des Wirbeltierkopfes, das Gehörorgan ist zu solchen Experimenten benützt worden. Obwohl die von O. Levy an *Triton* unternommenen Versuche eigentlich keine solchen über Transplantation sind, werden sie doch am besten in diesem Zusammenhang erwähnt. Soweit sie hier in Frage kommen, handelt es sich dabei um eine Verlagerung der Anlage des Gehörorgans in der Art, daß es zwar im ganzen seinen normalen Bau behält, aber an einer ungewöhnlichen Stelle und mit einer gewissen, sich besonders an der Orientierung der Bogengänge äußernden Verdrehung zur Ausbildung gelangt. Ähnlich wie bei den Versuchen an den Augenanlagen erschienen dabei besonders die Beziehung der epithelialen Teile, d. h. der eigentlichen Gehöranlage, zu den zerebralen Partien von Interesse, wenn diese auch nicht in so innige Verbindung miteinander treten oder in so großer Abhängigkeit voneinander stehen, wie dies beim Auge der Fall ist. Aus den Versuchen dürfte hervorgehen, daß das Gehörorgan in seiner Entwicklung vom Hörganglion unabhängig ist. Da es sich auch unter den veränderten Bedingungen weiter entwickelt, so scheint seine Lagebeziehung zu anderen Organen und den Körper-

achsen hierfür nicht in Betracht zu kommen. Also ergibt sich aus diesen Versuchen von Levy mit einiger Sicherheit ein Selbstdifferenzierungsvermögen des Gehörorgans.

Nach etwas anderer Richtung zielen die von Spemann mit den Gehöranlagen unternommenen Transplantationsversuche, indem sie hauptsächlich zur Prüfung einer, die Funktion dieser Organe betreffenden Frage dienen sollen und somit noch mehr in das Gebiet der Physiologie fallen. Durch Abheben eines Lappens der Deckschicht wurden die Hörblasen oder eine von ihnen zur Zeit ihrer frühen Entwicklung freigelegt, aus dem Zusammenhang mit der tiefen Schicht der Epidermis gelöst und umgekehrt wieder eingeheilt. Es war zu vermuten, daß durch diese Verlagerung des Gehörorgans das Orientierungsvermögen der Larven eine wesentliche Beeinträchtigung erfahren würde und tatsächlich erhielt Spemann bei derartigen Versuchen Larven, denen zwar äußerlich von dem an ihnen vorgenommenen Eingriffen nichts anzusehen war, die sich aber nicht mehr in normaler Weise zu bewegen vermochten. Sie überschlugen sich, blieben unmotiviert auf dem Rücken liegen, machten dann wieder Kreisbewegungen, wie sie es sonst nicht tun, kurz, sie erwiesen sich in ihrer Bewegungsweise stark beeinflußt, welches Verhalten durch die innere Untersuchung des Gehörsorgans erklärlich wird, denn dieses zeigt sich in umgekehrter Lagerung. Es ist mit Spemann zu erwarten, daß durch solche Experimente, d. h. durch eine planmäßig ausgeführte Verlagerung des Gehörorgans und dem Vergleich, der auf diese Weise hervorgerufenen inneren Veränderungen mit der Abänderung der Bewegungsart wertvolle Aufschlüsse auf physiologischem und vergleichend anatomischem Gebiet gezeitigt werden dürften.

Die Methode des Herausschneidens und Wiedereinheilens nicht zu umfangreicher Teile des Embryonalkörpers und Wiedereinheilens an derselben Stelle, aber in umgekehrter Richtung hat Spemann auch noch in anderer Beziehung zu recht bemerkenswerten Ergebnissen geführt; von ihnen sei hier nur noch die Hervorbringung eine inversen Lage der inneren Organe, d. h. von Teilen des Darmkanals und des Herzens erwähnt. Es wurde auch bei diesem Versuch an Froschembryonen ein viereckiges Stück der Medullarplatte samt dem

darunter liegenden Dach des Urdarms herausgeschnitten und umgekehrt wieder eingefügt. Obwohl der Embryo in diesem Stadium noch durchaus bilateral symmetrisch gestaltet erscheint, muß dennoch bereits die Tendenz zu der sich später besonders in der Windung des Darms und der Lage des Herzens äußernden, bekannten inneren Asymmetrie des Wirbeltierkörpers vorhanden sein, denn infolge jenes Eingriffs kann sich der Darm in einer zu der normalen Asymmetrie inversen, ihr spiegelbildlich gleichen Lagerung ausbilden. Von Interesse ist dabei, daß auch das von der Operation gar nicht betroffene Herz sich in seiner abnormen Orientierung als Spiegelbild der normalen Lage, d. h. also infolge der Operation ebenfalls invers gelagert zeigen kann. Seine Ausbildung wird offenbar durch diejenige des Darmkanals mitbestimmt, wie aus diesem Verhalten hervorgeht.

Ein Situs viscerum inversus, wie er als abnorme Erscheinung gelegentlich beobachtet wird, konnte also auf experimentellem Wege hervorgerufen werden; ihm waren nicht nur die von der Operation betroffenen, sondern auch andere Organe unterworfen, die sich somit als in ihrer Ausbildung von jenen beeinflußt zeigten, ein ebenfalls sehr wertvolles Ergebnis dieser Transplantationsversuche. Von ihnen ist ein besonders tief eingreifender und ebenfalls unter dem Gesichtspunkte der Embryonalanalyse unternommener Versuch hervorzuheben. Um die Erstreckung der Medullarplattenanlage an dem noch sehr jungen Keim zu prüfen, wurde durch Spemann am Ei von *Triton taeniatus* im ersten Beginn der Gastrulation fast die ganze animale Hälfte des Keims abgehoben, um 90° oder 180° gedreht wieder aufgesetzt und in dieser verwendeten Stellung zur Verheilung gebracht. Obwohl bei diesem Versuch das Material, welches die Medullarplatte gebildet hatte, verlagert und anderes Material an seine Stelle gebracht wurde, entwickelte sich das Medullarrohr in seinen Beziehungen zum Urmund in normaler Weise und es gingen normale Embryonen aus diesen Keimen mit verlagerter oberer Hälfte hervor. Das Material für die betr. Organe kann also noch nicht bestimmt oder es muß noch „umstimmungsfähig“ gewesen sein.

Die letzten Versuche lassen erkennen, daß mit embryonalen Körperteilen Verwachsungsversuche auch in verwendeter

Stellung und auf andersartige Unterlage ausgeführt werden können, sowie daß sie zu dauernden Vereinigungen führen und die weitere Ausbildung der Teile dadurch nicht gestört oder jedenfalls nicht verhindert wird. Die Differenzierung ist eben noch eine geringere und sowohl die Zusammenfügung, wie auch die gemeinsame Weiterbildung ist dadurch sehr erleichtert, wie besonders die zuletzt erwähnte Zerteilung des jungen Amphibienkeims und die Entwicklung eines normalen Embryos aus den beiden. in verwendeter Stellung zusammengefügten Teilstücken zeigt. Übertragungsversuche an jungen oder in Entwicklung begriffenen Tieren bieten somit im allgemeinen eine bessere Gewähr für ihr Gelingen, d. h. für die dauernde Vereinigung und das Erhaltenbleiben der vereinigten Teile in diesem Zustand, als dies bei ausgebildeten Tieren der Fall ist.

Eine Vereinigung von Keimen oder ihrer Teilstücke kann übrigens auch auf weit früheren Stadien erfolgen, als in den bisher angeführten Fällen, so war von einer Verschmelzung zwei oder mehrerer Eier und den daraus hervorgehenden Riesenindividuen schon vorher (S. 175) die Rede. Bei Hydroiden und Echinodermen konnte die Verschmelzung von Blastulastadien (durch Metschnikoff, Zoja, Herbst, Morgan, Driesch, Garbowski, Janssens) wiederholt beobachtet werden. Eingehender untersucht wurde die Erscheinung von Driesch an Seeigellarven, nachdem er die Eier geschüttelt und (nach Herbsts Methode) mit kalkfreiem, schwach alkalischem Seewasser behandelt hatte. Zusammen klebende Blastulae können dann in stärkerem oder geringerem Grade verschmelzen, so daß sie im letzteren Falle zum

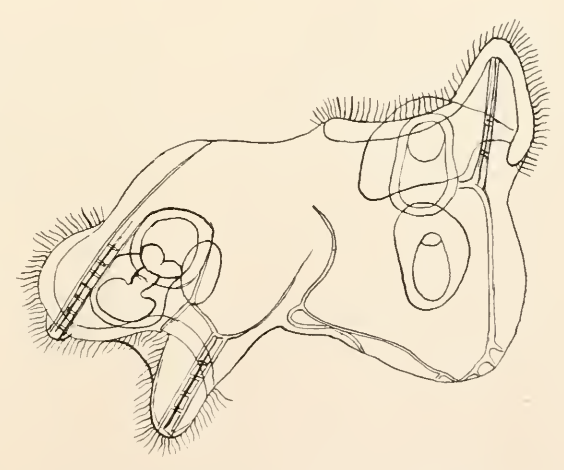


Fig. 137. Entwicklung eines Verschmelzungsprodukts von *Sphaerechinus granularis* zum Zwillingspluteus ohne Regulationsvorgänge (nach Driesch 1903).

Teil in ihrer Individualität erhalten bleiben und zu eigenartigen, auch von Janssens beobachteten Doppelbildungen Veranlassung geben (Fig. 137). während bei inniger Vereinigung ihre Masse gewissermaßen ineinandergearbeitet wird; es tritt dann eine so weitgehende Regulation ein, daß aus zwei vereinigten Blastulis eine ziemlich einheitliche, nur erheblich größere Gastrula (Fig. 138 *B*) und später eine

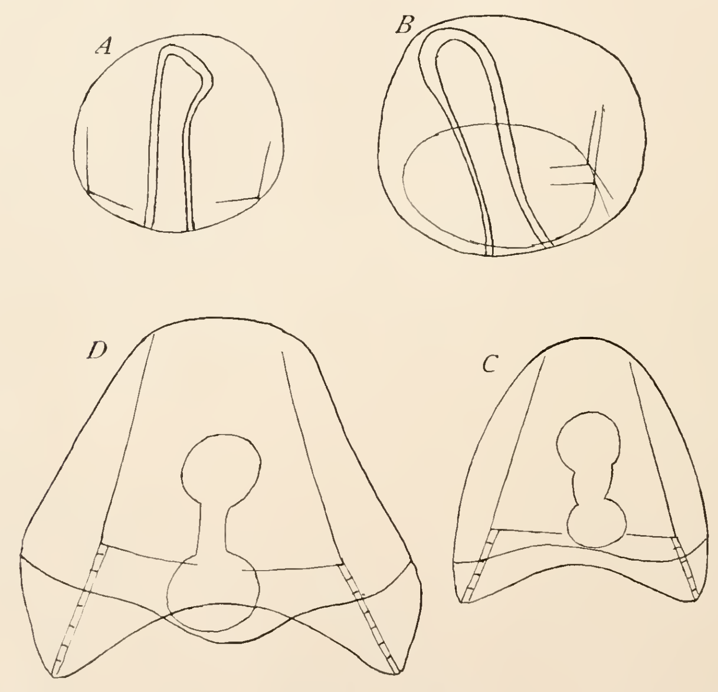


Fig. 138. Larven von *Sphaerechinus granularis* in den Umrissen. *A* Gastrulastadium und *C* junger Pluteus in normaler Beschaffenheit aus der gleichen Kultur und von demselben Alter wie die nach Verschmelzung entwickelte Einheitsgastrula (*B*) und der ebenso entstandene Einheitspluteus (*D*) (nach Driesch 1903).

in allen Proportionen durchaus normal erscheinende, nur ebenfalls entsprechend größere Pluteuslarve entsteht (Fig. 138 *D*). In ähnlicher Weise vermochte Garbowski Blastomeren zweier verschieden gefärbter und daher in ihrer weiteren Entwicklung leicht zu verfolgender Seeigelkeime miteinander zur Vereinigung zu bringen, wobei sich ebenfalls die Herausbildung eines einheitlichen Keimes ergab. — Wie zwei, können auch drei, vier, fünf und mehr Eier verschmelzen und es erscheint nicht unmöglich, daß unter sehr

günstigen Umständen daraus entsprechend große Individuen hervorgehen können.

Von besonderem Interesse erscheint das Zusammenarbeiten zweier vollständigen Keime zu einer einheitlichen Bildung deshalb, weil es die Verwendung der Materialien in einem anderen als dem der normalen Bestimmung entsprechenden Sinne zeigt. Wie durch Zerteilen eines Eies in zwei Hälften (bei Trennung der beiden ersten Furchungskugeln) aus jeder von ihnen ein vollständiger, nur entsprechend kleiner Keim entsteht, so ist es möglich, daß auch durch Zusammenfügen zweier Keime ein solcher zustande kommt. Es kann somit also auch (umgekehrt wie dort) ein ganzer Keim zur Ausbildung eines halben Organismus verwendet werden.

Transplantation mit Teilstücken von Angehörigen verschiedener Spezies.

(Heteroplastische Vereinigungen.)

Wie schon bemerkt wurde, lassen sich Übertragungen und Vereinigungen von Teilstücken am leichtesten mit solchen von demselben Individuum, schwieriger für gewöhnlich schon mit Teilstücken verschiedener Individuen, am schwersten jedoch mit Angehörigen verschiedener Arten vornehmen. Letzteres zeigt sich dadurch, daß die aneinander gefügten Stücke sich häufig schon bald oder aber, wenn sie bereits fest miteinander verwachsen zu sein schienen, doch später wieder von einander trennen, so z. B. bei der Vereinigung von *Hydra fusca* und *H. grisea*. Angehörige dieser beiden Arten lassen sich zwar vereinigen, auch können die Teilstücke recht lange vereinigt bleiben, aber sie scheinen trotzdem die Tendenz zu behalten, sich wieder zu lösen und nach Wetzels Beobachtung konnte dies auch nach mehrtägiger Vereinigung noch eintreten. Immerhin können solche heteroplastische Vereinigungen doch auch längere Zeit halten, wie dies bei den Regenwürmern nach Joests und meinen eigenen Beobachtungen der Fall ist. Es wurde eine große Zahl von Versuchen über die Vereinigung von Teilstücken verschiedener Art ausgeführt, doch erwiesen sich auch bei den Lumbriciden diese Ver-

einigungen im allgemeinen als wenig dauerhaft. Entweder lösten sich die vereinigten Stücke schon nach wenigen Tagen wieder voneinander oder sie blieben eine Zeitlang vereinigt, um sich dann doch wieder zu trennen. Die Verbindung eines Vorderstücks von *Allolobophora caliginosa* mit einem Hinterstück von *A. foetida* zeigte sich sehr gut gelungen und doch trennten sich beide Hälften nach Verlauf von fünf Wochen wieder; eine andere von *All. terrestris* und *A. foetida* löste sich nach reichlich sechs Wochen und bei einer solchen von *Lumbricus rubellus* und *All. terrestris* zeigte sich nach 7—8 Wochen das Vorderende krankhaft verändert. Die Vereinigung des grüngefärbten Vorderstückes von *All. chlorotica* mit dem roten Hinterende von *All. foetida* wurde etwa neun Wochen gehalten, aber nach Verlauf dieser Zeit erfolgte ebenfalls eine Trennung beider Komponenten. Nichts destoweniger konnten solche Vereinigungen zwischen *L. rubellus* und *All. terrestris* 8—9 Monate am Leben erhalten werden. Ob die Vereinigung dauernd ist und ob solche Tiere auch zur Fortpflanzung zu bringen, bezw. wie ihre Nachkommen beschaffen sind, können erst ausgedehntere Versuche nach dieser Richtung lehren.

Bei den bereits in anderer Beziehung erwähnten Versuchen, welche von Crampton an Schmetterlingspuppen angestellt und bei welchem auch Angehörige verschiedener Arten verwendet wurden (Fig. 110 S. 179), erschienen nach der Metamorphose die betr. Komponenten mit ihren Artcharakteren wieder, so daß sich in diesem Fall heteroplastische Vereinigungen offenbar unschwer erzielen lassen.

Vereinigungen größerer Teilstücke von verschiedener Artzugehörigkeit wurden bei Borns bekannten und schon mehrfach erwähnten Versuchen an Amphibienlarven zwischen Angehörigen verschiedener Froscharten (*Rana esculenta* und *R. arvalis*), besonders aber zwischen *R. esculenta* und *Bombinator igneus* hergestellt. Solche Vereinigungen sind auch hier schwer zu erreichen und schwer zu halten, sei es wegen der Verschiedenheit in Größe und Gestalt der zu vereinigenden äußeren und inneren Organe oder wegen anderer hierbei in Betracht kommender spezifischen Differenzen, d. h. solcher des feineren strukturellen Baues, in letzter Instanz vielleicht der morphologischen und chemischen Beschaffenheit der die Gewebe zusammensetzenden

Zellenelemente. Einer der beiden Komponenten geht leicht zugrunde oder es erweist sich die ganze Vereinigung als nicht recht lebensfähig, immerhin konnte Born solche Vereinigungen wochenlang am Leben erhalten und in der Entwicklung weit vorwärts bringen. Von Harrisons und Lewis Vereinigung der Teilstücke Angehöriger verschiedener Froscharten, *Rana palustris* und *R. sylvatica*, die sich bis nach der Metamorphose halten ließen, war schon vorher ausführlicher die Rede (Fig. 131 u. 134, S. 217) und Morgans Versuche nach dieser Richtung werden noch zu erwähnen sein.

Was die Übertragung wenig umfangreicher Teilstücke auf Angehörige anderer Arten anbetrifft, so ist sie nicht selten unternommen worden, auch gelangen solche Überpflanzungen in vielen Fällen, aber doch nur mit dem schon früher (S. 202) besprochenen zeitweisen Erfolge, daß zwar zunächst die Verbindung und vielleicht sogar ein gewisses Wachstum eintritt, daß aber der betr. fremde Körperteil doch später abgestoßen oder allmählich resorbiert wird. Dies geschah bei den von O. Groß ausgeführten Überpflanzungen verschiedenartiger Teile, z. B. eines Stückes der Schwanzflosse des Barsches in eine taschenförmige Wunde am Rücken des Goldfisches, indem zwar eine Vermehrung der Epithelien, des Bindegewebes und eine Neubildung von Blutgefäßen an der Flosse erfolgte, dann aber doch die Rückbildungsprozesse eingeleitet wurden. Zu ähnlichen Ergebnissen führten die von Saltykow und anderen älteren und neueren Autoren unternommenen Verpflanzungen von Körperteilen auf Angehörige anderer Spezies, wobei embryonale Teile hinsichtlich der an ihnen nach der Transplantation auftretenden Neubildungen im allgemeinen günstigere Resultate als solche von ausgewachsenen Tieren ergaben.

Zwar gelingt es, Hautlappen einer Krötenlarve auf eine Froschlarve oder sogar solche einer Eidechse auf den Körper eines Frosches zu übertragen, aber von bleibender Dauer waren solche Überpflanzungen nicht und noch weniger diejenigen bei höheren Tierformen, wie die Transplantation von Katzenhaut auf Ratte oder Kaninchen. Dem scheinen die Angaben von der Übertragung und Einheilung tierischer Hautlappen verschiedener Art auf den menschlichen Körper zu widersprechen, doch ist hierbei gewiß nur von einem zeitweiligen Er-

haltenbleiben die Rede. Ähnlich dürfte es sich auch mit den wiederholt ausgeführten Verpflanzungen der Säugetier-Cornea auf den Menschen verhalten, wenigstens lassen Ribberts neuere Untersuchungen der Hornhautübertragung vom Meerschweinchen auf Kaninchen erkennen, daß die transplantierten Stücke mit der Zeit verändert und resorbiert werden und auch dann, wenn sie klar und anscheinend erhalten bleiben, dennoch ein allmählicher Untergang ihrer Zellen erfolgt[26]).

Auch Überpflanzungen von Teilen innerer Organe scheinen sich bei Individuen verschiedener Arten nicht mit Erfolg ausführen zu lassen, wie aus den Versuchen von Cristiani über die Schilddrüsen-Transplantationen zwischen Angehörigen verschiedener Spezies hervorgeht. Allerdings geben Stich, Mattkas und Dowman in der bereits weiter oben (S. 211) erwähnten, gerade jetzt publizierten Untersuchung an, daß sie bei Übertragung von Stücken der Katzenaorta in die Carotis des Hundes wider Erwarten gute Resultate erzielten und die überpflanzten Teile nach 15 Tagen wie eine normale Arterie pulsieren sahen. In ähnlicher Weise gelang sogar die Übertragung von Teilen der Kaninchenaorta auf den Hund, die nach 51 Tagen funktionsfähig gefunden wurde. Die mikroskopische Untersuchung der übertragenen Arterienstücke zeigte freilich, daß sie in gewisser Weise und zwar mehr verändert waren, als wenn es sich um Transplantationen von Individuen derselben Spezies gehandelt hätte. Die dauernde Funktionsfähigkeit der transplantierten Teile erscheint also auch hier wieder recht zweifelhaft.

In dieser Verbindung ist noch der Blutübertragungen Erwähnung zu tun, wie sie neuerdings zumal im Hinblick auf das Verhalten gegen Krankheitserreger mit dem Blut verschiedener Tierarten unternommen wurden und zu dem Ergebnis führten, daß die Transfusion des Bluts in die Gefäße eines anderen Artangehörigen nur bei nahe verwandten Arten von Erfolg begleitet ist, während bei weniger nahe stehenden Tierformen das eingedrungene Blut bald zu Grunde geht. Es verhält sich demnach so, wie die dem fremdartigen Körper aufgepflanzten Organteile und wird wie diese allmählich resorbiert. Inwiefern dabei morphologische oder physiologische Differenzen eine Rolle spielen und ebenso wie bei jenen Gewebsübertragungen Umfang,

Struktur und chemische Beschaffenheit der Zellen, d. h. also Bau und Zusammensetzung des Protoplasmas und der Kerne in den Gewebszellen, sowie auch der Zwischensubstanz (im vorliegenden Fall des Blutplasmas) in Frage kommt, kann hier nicht untersucht werden. Zweifellos aber ist den strukturellen (morphologischen) und chemischen Differenzen der die Gewebe und Organe zusammensetzenden Bestandteile für die Ausführbarkeit der Transplantation eine wichtige Bedeutung zuzuschreiben.

Viel leichter als vom tierischen Organismus wird die Vereinigung von Teilstücken verschiedener Artangehörigen von den Pflanzen ertragen. Pfropfungen auf Pflanzen anderer Arten werden viele ausgeführt und manche Pfropflinge gedeihen auf Individuen anderer Spezies besser als auf denjenigen ihrer eigenen Art, wie dies beim Aufpfropfen des Bittersüß (*Solanum*) auf den Liebesapfel (*Lycopersicum*), der Blasenkirsche (Physalis) auf die Kartoffel, der Gänsekresse (Arabis albida) auf den Kohl (*Brassica*) der Fall ist. Ein gewisser Verwandtschaftsgrad ist allerdings für das Gelingen der Verwachsung erforderlich, obwohl andererseits näher verwandte, in dieselbe Gattung gerechnete Pflanzen sich unter Umständen weniger leicht vereinigen lassen, als andere, die zu verschiedenen Gattungen gestellt werden. Apfel und Birne, die schlecht verwachsen, sowie Birne und Quitte, die das leicht tun, bieten Beispiele für das eine und das andere Verhalten. Dem Angeführten sei (nach der von L. Jost gegebenen Zusammenstellung) nur noch hinzugefügt, daß Reiser der Kartoffel auf *Datura* und *Physalis* besser, als auf manchen Arten von *Solanum* gedeihen.

Bei den heteroplastischen Vereinigungen liegt die Frage ganz besonders nahe, ob bei der Transplantation eine

Beeinflussung der beiden Komponenten

stattfindet, sei es nun eine gegenseitige Beeinflussung oder nur eine solche des einen von beiden, etwa des kleineren, durch den anderen.

Die Beeinflussung kann verschiedener Natur sein, so könnte es sich nur darum handeln, gewisse unbeträchtliche Veränderungen

vorzunehmen, um die Verbindung beider Komponenten zu festigen oder den einen von ihnen, gewöhnlich den weniger umfangreichen, besser in die Vereinigung einzufügen. Dabei kann es dann freilich auch zu weitergehenden und schließlich zu so bedeutenden Umänderungen der Struktur kommen, daß von der Eigenart des einen Komponenten am Ende wenig oder nichts mehr übrig bleibt, d. h. daß er allmählich ganz zurückgebildet und von dem anderen sozusagen aufgesaugt wird. Von dieser zum Teil übermächtigen Beeinflussung des einen durch den anderen Komponenten, welche zu dessen völliger Strukturveränderung und Auflösung führen kann, soll hier nicht die Rede sein, sondern es kann in dieser Beziehung auf das früher (S. 205 ff.) Mitgeteilte verwiesen werden, hingegen ist die Frage aufzuwerfen, ob diejenigen transplantierten Teile, welche als solche erhalten bleiben, durch die Überpflanzung in ihren Charakteren irgendwie geändert werden.

Für die Beantwortung dieser Frage mußte die Vereinigung spezifisch verschiedener Teilstücke besonders geeignet erscheinen, doch lautete die Antwort ziemlich übereinstimmend im verneinenden Sinn. Zwar gibt Crampton an, daß bei den von ihm ausgeführten Transplantationen an Schmetterlingspuppen in einigen, allerdings nur ganz wenigen Fällen das Pfropfstück nach der Metamorphose zum Teil die Färbung des Hauptstücks erkennen ließ, sich also von diesem beeinflußt zeigte, doch verhielt sich dies im allgemeinen nicht so, sondern jeder der beiden Komponenten besaß die ihm zukommende Gestaltung und Färbung. Dies gilt in großer Übereinstimmung auch für die an Regenwürmern und Amphibienlarven angestellten Versuche, bei welchen letzteren auch bei der fortschreitenden Entwicklung und Metamorphose die Charaktere der vereinigten Teilstücke gewahrt bleiben, wenn man nicht das von Harrison beschriebene Fortschreiten der sich entwickelnden Seitenlinie von dem vorderen auf den hinteren Komponenten als eine solche Beeinflussung des letzteren durch den ersteren betrachten will (Fig. 131, S. 217). Die Regenwürmer, bei denen es sich um die Vereinigung von Teilstücken ausgebildeter Tiere handelt, lassen eine Beeinflussung noch weniger erkennen; die Komponenten bleiben in ihren Charak-

teren scharf geschieden und wie schon erwähnt wurde, besteht bei ihnen sogar die Tendenz, sich an der Vereinigungsstelle voneinander zu trennen, auch wenn die Vereinigung bereits wochenlang dauerte. Von besonderem Interesse erscheint in dieser Beziehung das Verhalten kleiner Stückchen der Leibeswand, deren Übertragung auf Individuen anderer Spezies sich bei den Versuchen von Joest durchführbar und lebensfähig erwies. Wegen der differenten Färbung dafür recht geeignet sind die beiden Arten *Allolobophora terrestris* und *A. cyanea*, von deren graugefärbter oder fast ungefärbter Haut kleine Stücke,

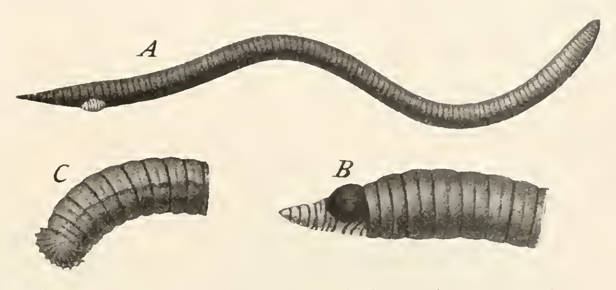


Fig. 139. *A* Ein Stück der Leibeswand von *Allolobophora cyanea* auf eine seitliche Wunde vorn am Körper von *Lumbricus rubellus* aufgepflanzt; *B* ein Stück Leibeswand von *All. terrestris* nach Abschneiden der fünf vorderen Segmente von *L. rubellus* auf die Wunde übertragen, darunter Bildung eines Regenerats; *C* Übertragung eines Stückes Leibeswand von *All. terrestris* auf eine orale Querwunde von *L. rubellus* (nach E. Joest 1897).

auf entsprechend große Hautwunden des rotbraun pigmentierten *Lumbricus rubellus* übertragen wurden (Fig. 139); hier heilten sie nicht nur an, sondern traten in so innige Verbindung mit der Unterlage, daß die Segmentgrenzen mit denjenigen des Hauptstücks zusammenflossen, wenn an diesem Neubildungen erfolgten (Fig. 139). Nichtsdestoweniger blieb der spezifische Charakter der überpflanzten Teilstücke gewahrt, wie durch monatelange Beobachtung festgestellt wurde.

Sind kleinere transplantierte Stücke eines Regenwurms in der Lage, ein Regenerat zu bilden (Fig. 109 *H—J*, S. 178), so zeigt dieses den Charakter der Spezies, welcher das regenerierende Stück angehört. Joest konnte ein derartiges Verhalten auf die Weise erzielen, daß er durch heteroplastische Vereinigung einen „verlängerten“ Wurm hervorbrachte, dessen Vorderstück (*L. rubellus*) später beim Abreißen einen kleinen, aus zwei und einem halben Segment bestehenden Rest am Vorderende des Hinterstücks (*All. terrestris*) zurückließ. Dieses Reststück (von *L. rubellus*) lieferte nach Schluß der Wunde in einiger

Zeit ein Regenerat, welches zwar etwas unregelmäßig gestaltet war, sich aber als ein echtes Kopfregenerat durch seinen inneren Bau und auch insofern erwies, als es zur Nahrungsaufnahme geeignet war. Beim Heranwachsen nahm das Regenerat die rotbraune Färbung des *L. rubellus* an und noch nach neun Monaten hob sich das rote Vorderstück scharf gegen das graublaue Hinterstück ab. Das kleine zurückgebliebene Stück war also in der Lage, ein relativ umfangreiches Kopfstück von dem seiner Art eigenen Charakter zu erzeugen und es liegt somit ein vollständiger, der Spezies *Allolobophora terrestris* angehöriger Wurm vor, der eine neugebildeten *Lumbricus rubellus*-Kopf besitzt.

Das gleiche Resultat hinsichtlich der Regeneration an den miteinander vereinigten Teilstücken ergab sich bei den Versuchen an

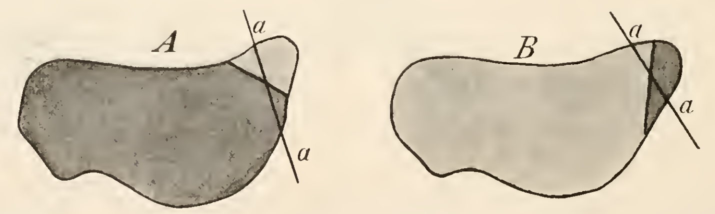


Fig. 140. *A* Larve von *Rana sylvatica* mit aufgepfropftem Schwanz von *R. palustris*; *B* Larve von *R. palustris* mit Schwanz von *R. sylvatica*; die Linie *aa* zeigt die spätere Schnittführung an (nach T. H. Morgan 1901).

Amphibienlarven, wie sie von Harrison und Morgan ausgeführt wurden. An Larven von *Rana sylvatica*, denen ein Schwanz von *R. palustris* angesetzt worden war (Fig. 140 *A*) oder an solchen von *R. palustris*, denen das gleiche mit *R. sylvatica* geschah (Fig. 140 *B*), wurde durch einen in geeigneter Weise geführten Schnitt sowohl ein Teil des angesetzten Schwanzes wie der Unterlage abgetrennt (Fig. 140 *A* u. *B*). Darauf erfolgte die Neubildung des Schwanzes in der Weise, daß sowohl das übertragene wie das Hauptstück sich an seiner Regeneration beteiligten, und zwar jeder Teil für sich, so daß die spezifischen Charaktere getrennt blieben und eine Beeinflussung des einen durch den andern Komponenten nicht wahrzunehmen war.

Zu ähnlichen Schlüssen führten die zwar nicht mit Angehörigen verschiedener Arten, aber doch mit verschiedenen Varietäten derselben Art vorgenommenen Versuche von Przibram an *Antedon*, dem be-

kannten Haarstern (Fig. 141 u. 142), der in recht different (gelb rot, braun, violett) gefärbten Exemplaren vorkommt. Die Ausführung der Versuche besteht darin, daß z. B. an einem gelb und an einem rot gefärbten Individuum die als Scheiben bezeichneten platten oberen Partien abgelöst, gegenseitig vertauscht und so zum Auswachsen gebracht werden, was nach Przibrams Darstellung bei raschem Operieren und einigermaßen passender Orientierung schon deshalb leicht gelingt, weil die Mechanik der vom Kelchrand ausgehenden Arme die Befestigung der Scheibe am Kelch unterstützt. Die durch die Übertragung erzielten Farbenunterschiede am oberen und unteren Teil bleiben dauernd erhalten und die beim Abschneiden der Armspitzen eintretende Regeneration zeigt, daß die anders gefärbte Scheibe keinerlei Einfluß auf den übrigen Körper ausgeübt hat, was von dem Experimentator insofern für besonders bemerkenswert angesehen wird, als von dieser Körperpartie aus die Nahrungsaufnahme und Verdauung besorgt wird.



Fig. 141. *Antedon*, von der Seite gesehen, mit den 10 (bezw. 5 gegabelten) Armen nach oben und den zum Festhalten an der Unterlage dienenden Ranken nach unten (aus Boas, Lehrbuch der Zoologie 1906).

Noch weniger zu erwarten war eine solche Beeinflussung jedenfalls bei einem anderen, durch seine Eigenart bemerkenswerten, freilich nicht eigentlich hierher gehörenden Versuch, der von Heape auf die Weise angestellt wurde, daß einem Angorakaninchen 32—42 Stunden nach der Befruchtung die Eier entnommen und in die Tube eines andersrassigen Kaninchens übertragen wurden. Wie zu erwarten war, übte die Nährmutter keinerlei Einfluß auf den sich in ihr entwickelnden Fötus aus und die Jungen zeigten sich als echte Angorakaninchen.

Es liegt auch hier wieder außerordentlich nahe, die bei den Tieren obwaltenden Verhältnisse mit denen bei den Pflanzen zu vergleichen, aber freilich scheint bei ihnen die Entscheidung der Frage, ob eine (einseitige oder gegenseitige) Beeinflussung der beiden Komponenten infolge der Transplantation stattfindet, einer noch größeren Unsicherheit zu unterliegen als bei den Tieren. Allerdings kann dies auch damit zusammenhängen daß bei letzteren die Zahl der bisher untersuchten Fälle eine verhältnismäßig geringe ist, während für die Pflanzen im Laufe der Zeit ein reiches Material zusammengetragen wurde; bei ihnen ist die Pfropfung auf andere Artangehörige mit großer Auswahl schon seit langem geübt worden und dadurch war die Möglichkeit des Auffindens solcher Erscheinungen erheblich günstiger.

Zunächst will es scheinen, als ob bei den Pflanzen so wie bei den Tieren die morphologischen Charaktere der mit einander verbundenen Teilstücke und die Beschaffenheit der sie zusammensetzenden Elemente durch die Vereinigung in keiner Weise verändert würden. Im Bezug auf seine ausgedehnten, mit Pflanzen verschiedener Art und Varietät in großem Umfang vorgenommenen Pfropfversuche sagt Vöchting: „Auch das kleinste Gewebsstück bewahrte, wenn in einen umfangreichen, seine eigene Masse um das Vielfache übertreffenden Körper eingefügt, unverändert seine spezifischen Eigenschaften". Das Verhalten der beiden Komponenten ist ein ihrer spezifischen Natur entsprechendes und sowohl das Reis, wie die Unterlage gestalten sich nach dem ihrer Art eigenen Wachstumsgesetz weiter aus. Eine Übertragung der Form- oder Färbungsmerkmale vom Reis auf die Unterlage oder umgekehrt

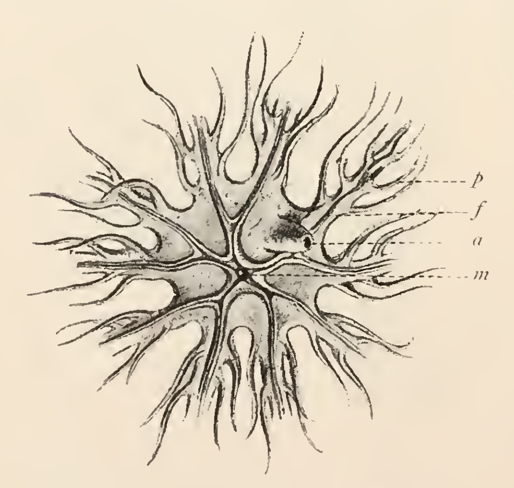


Fig. 142. *Antedon*, von der Mundseite gesehen, so daß hauptsächlich die „Scheibe" sichtbar st; die 10 Arme sind außer ihrer Basis weggelassen; *a* Afterpapille, *f* Ambulakralfurchen, *m* Mund, *p* Pinnulae (Seitenzweige der Arme) (aus Boas, Lehrbuch der Zoologie 1906).

findet nicht statt, wie Vöchting durch seine Experimente mit Reisern auf different gefärbte Unterlagen feststellte. Wenn wie bei einigen, von ihm selbst oder von anderen angestellten Versuchen eine direkte Beeinflussung, z. B. eine Übertragung der Färbung, zu beobachten war, so erklärt Vöchting dies aus anderen Ursachen, etwa durch das Auftreten von Diffusionsvorgängen. Solche besondere Fälle finden sich beim Aufsetzen eines Zweiges der roten Rübe auf die Wurzel einer weißen Futterrübe, indem in dieser der rote Farbstoff des Pfropfreises auftrat oder aber bei den bekannten Versuchen von Lindemuth, welcher nach dem Aufsetzen von violett gefärbten Reisern einer besonderen Kartoffelrasse auf eine andere mit grünen Trieben in dem sonst grünen Grundstock eine lebhaft karminrote Farbe erscheinen sah.

Trotz jenes sehr entschieden vertretenen Standpunkts läßt sich eine Beeinflussung der beiden Komponenten oder eines von ihnen doch nicht völlig von der Hand weisen, wie das schon vorher (S. 231) erwähnte bessere Gedeihen von Pfropfreisern auf anderer Grundlage zeigt. Allerdings kann das Wachstum durch Übertragen auf andere Formen auch gehemmt werden, wie die Erzeugung der Zwergobstsorten mittelst Aufpfropfens von Birnenreisern auf die Quitte oder von Edelreisern der Apfelsorten auf den ebenfalls strauchförmigen Johannis- oder Paradiesapfel als Unterlage zeigen. Das auf diese Weise hervorgerufene beschränkte Wachstum kann mit einer Steigerung in der Fruchtbarkeit verbunden sein, welche noch stärker bei den weit kümmerlicher gedeihenden und daher nicht lange lebensfähigen Übertragungen von Birnenreisern auf den Weißdorn auftritt. In diesem Fall erfährt die Lebensdauer des Pfropflings eine ganz erhebliche Abkürzung, wie dies nach Vöchting, dessen Werk über Transplantation wir diese Angaben entnehmen, auch sonst, z. B. beim Übertragen von Apfelreisern auf den Johannisapfel, eintreten kann. Solche Zwergapfelstämme pflegen nur ein Alter von 15—25 Jahren zu erreichen, während die mit dem Wildling oder Sämling verbundenen Pfropfreiser auf diesem 200 und mehr Jahre alt werden. Der Pistazienbaum erlangt als Sämling gezogen, ein Alter von 150 Jahren, während *Pistacia vera* auf *Pistacia terebinthus* gepfropft 200 Jahre, auf *Pistacia*

lentiscus hingegen nur 40 Jahre alt wird. Die Pistazie ist auch insofern von Interesse, als sie durch Pfropfung (von *P. vera* auf *P. terebinthus*) widerstandsfähiger wird und Kältegrade bis — 12,5^0 erträgt, während sie sonst bereits bei — 7,5^0 zu Grunde geht. — Unter Umständen, aber wie es scheint, nur mit großer Schwierigkeit und ausnahmsweise, gelingt es sogar, eine einjährige Pflanze durch Transplantation länger am Leben zu erhalten, welchen Versuch Lindemuth durch Übertragen von Reisern des verholzenden Strauchs von *Abutilon Thompsoni* auf eine andere Malvenart, die einjährige, kriechende, nur krautartig entwickelte *Modiola caroliniana,* ausführte und eine 3½jährige Lebensdauer der letzteren dadurch erzielte.

Hinsichtlich des verschiedenartigen Verhaltens des Pfropfreises auf differenter Unterlage sind wieder Vöchtings Versuche an der Runkelrübe von besonderem Interesse. Ein von der Basis der Inflorescenz einer zweijährigen Rübe genommenes, mit noch nicht differenzierten Knospen versehenes Pfropfreis wurde einer einjährigen Rübe aufgepflanzt und entwickelte dann mit großen Blättern versehene Laubsprosse; wurde es dagegen einer älteren. schon im zweiten Jahr befindlichen Rübe (im Frühjahr) aufgepflanzt, so brachte es einen Blütenstand zur Ausbildung. Dieser hat dann eine entsprechend kürzere Lebensdauer als der zum Laubsproß gewordene Trieb. Außerdem ist jener überpflanzte Teil durch die Transplantation zu einem Wachstum befördert worden, das er unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht erlangt haben würde, denn falls nicht besondere Umstände eingetreten wären, würden die betreffenden Knospen späterhin verödet sein[29]).

Die in der Praxis verwendete Erscheinung, daß Seitenzweige von Koniferen durch die Pfropfung (z. B. solche der blaugrünen *Picea pungens* auf die Fichte [*Picea excelsa*]) in Gipfeltriebe verwandelt werden können, wobei die Vereinigung eine ungemein innige und äußerlich kaum mehr wahrnehmbare ist, erklärt Strasburger durch das korrelative Verhältnis des Pfropflings zur Unterlage. Dabei würde ihn diese also in ähnlicher Weise beeinflussen, wie es bei einem Seitenzweig der Fall ist, der sich an einem des Gipfeltriebs beraubten Koniferenstamm aufrichtet, um jenen zu ersetzen. Eine derartige Beeinflussung durch die Unterlage wurde freilich von anderer

Seite (A. Meyer) insofern in Abrede gestellt, als ein Seitensproß durch Isolierung an sich umgestimmt und als Steckling seine Morphologie in gleicher Weise wie als Pfropfreis umändern würde.

Das bekannteste Beispiel der immer wieder behaupteten und von anderer Seite in Abrede gestellten Beeinflussung der Komponenten bei der Transplantation ist dasjenige der sog. Pfropfhybride und bei ihnen speziell die Übertragung der sog. Panachüre. Die durch Chlorophyllmangel an einzelnen Stellen hervorgerufene Fleckung der Blätter (Panachüre) soll sich durch Überpfropfung derartiger Zweige auf die Unterlage und umgekehrt von dieser auf Reiser mit völlig grünen Blättern übertragen lassen. Ein nicht gefleckter Sproß der Schmuckmalve *Abutilon Thompsoni* nimmt nach Übertragung auf die gefleckte Unterlage die Panachierung an und ebenso soll dies mit einem Trieb von *Althaea officinalis* der Fall sein, wenn er in gleicher Weise auf die panachierte Unterlage des *Abutilon* übertragen wird. Man könnte vermuten, daß es sich bei dieser merkwürdigen Erscheinung um die Übertragung eines krankhaften Zustandes oder um diejenige der Erreger eines solchen durch die Leitungsbahnen vom Reis auf die Unterlage und in umgekehrter Richtung handelt; vielleicht könnten auch Ernährungsstörungen oder ähnliche Umstände in Betracht kommen, deren Ursachen möglicherweise ebenfalls auf diesem Wege übertragen werden.

Das im Hinblick auf die Beeinflussung spezifisch verschiedener Komponenten bei der Transplantation am meisten genannte Vorkommnis betrifft die bekannte und weit verbreitete Goldregenspielart *Cytisus Adami*, die man ganz direkt als Pfropfbastard zwischen *Cytisus laburnum* und *C. purpureus* betrachtet hat und welche durch die Mischung ihrer gelben und roten Blüten ein sehr eigenartiges Bild bietet. Der Bastard soll durch Pfropfung eines Sproßteils von *C. purpureus* auf *C. laburnum* entstanden sein, doch ist es unseres Wissens nicht gelungen, dieses Experiment mit Erfolg zu wiederholen, weshalb eine derartige Entstehung des Bastards recht zweifelhaft geworden ist und er eher als auf geschlechtlichem Wege hervorgebracht angesehen wird. Vöchting sagte, allerdings schon im Jahre 1892, über die Möglichkeit der Erzeugung von Pfropf-

hybriden: „Betrachtet man die Sache vom allgemeinen Standpunkte aus und faßt alles ins Auge, was bisher über den Gegenstand gearbeitet worden ist, so gelangt man zu dem Schluß, daß entweder auf vegetativem Wege erzeugte Bastarde gar nicht vorkommen — und dies ist das wahrscheinlichere —, oder daß sie nur auf eine ganz geringe Zahl von Pflanzen beschränkt sind, eine Annahme, der schwerwiegende Bedenken im Wege stehen". Einer viel erheblicheren Klärung scheint die Frage, so weit wir sehen können, seitdem nicht entgegen geführt worden zu sein.

Im vorstehenden wurde vor allem die Frage behandelt, ob bei Tieren sowohl, wie bei Pflanzen hinsichtlich der spezifischen Charaktere durch die Transplantation eine Beeinflussung der beiden Komponenten stattfindet. Die Antwort lautete dahin, daß eine Änderung der systematischen Merkmale nicht einzutreten scheint, oder doch mit Sicherheit bisher nicht nachgewiesen werden konnte. Eine Beeinflussung im allgemeinen macht sich zweifellos geltend und kann zu gewissen Veränderungen im Bau und der äußeren Beschaffenheit der betreffenden Teile führen. Eine Anzahl von Beispielen dafür wurde aus dem Pflanzenreich mitgeteilt, doch handelte es sich dabei hauptsächlich um Transplantationen mit verschiedener Artangehörigkeit der Komponenten. Wie die verschiedenartige Ausbildung des aufgepfropften Rübensprosses (zu einem Blatt- oder Blütensproß) zeigt, je nachdem er einer jungen oder älteren Rübe aufgesetzt wurde, kommen solche Beeinflussungen auch innerhalb der Spezies in Betracht und sind auf Alter, Ernährungsbedingungen und manches andere zurückzuführen. Ein recht lehrreiches Beispiel hierfür sei nach der von Vöchting gegebenen Darstellung erwähnt; es betrifft die Pfropfung zweier gleich starker junger Stämme des eschenblättrigen Ahorns (*Acer negundo*), auf welche in Mannshöhe durch Okulieren Knospen aufgesetzt wurden und zwar auf den einen solche der normalen Art, auf den anderen die der weißbunten Spielart, wobei dafür gesorgt wurde, daß die Krone ausschließlich aus diesen Knospen hervorging. In derselben Zeit wurde der Stamm mit den Knospen der normalen Art zu einem stattlichen und umfangreichen Baum, während der andere einen ungleich kleineren, schwächlichen Baum lieferte. Diese ver-

schiedene Ausbildung betraf aber nicht nur die Krone, sondern bei dem ersten Baum zeigte der Stamm kräftige und breite, beim zweiten hingegen weniger ausgebildete, schmale Jahresringe, obwohl beide Stämme ursprünglich ganz gleich waren. Offenbar beruht die Ursache dieser Verschiedenheit in der Hauptsache auf ungleicher Ernährung.

Schon früher (S. 189) wurde darauf hingewiesen, daß bei den Pflanzen, eine Überpflanzung von Teilstücken in verwendeter Stellung nur dann Aussicht auf dauernden Erfolg hat, wenn die Teile ihre normale Orientierung wieder zu gewinnen und die Verbindung mit entsprechenden Teilen, besonders auch im Hinblick auf die Polarität, wieder herzustellen vermögen. Daß in dieser Beziehung die Verhältnisse bei den Tieren etwas andere sind, wurde ebenfalls bereits vorher (S. 189 ff.) betont, und hinsichtlich einer Beeinflussung der bei der Transplantation vereinigten Komponenten spielt dieses abweichende Verhalten eine nicht unwichtige Rolle.

Versuche an verschiedenen Tierformen können wohl kaum anders erklärt werden, als daß infolge der Transplantation an den übertragenen Teilstücken eine Änderung der Polaritätsverhältnisse erfolgt und zwar scheint es, als ob diese durch den überwiegenden Einfluß des einen auf den anderen Komponenten ausgeübt werden könnte. Solche Verhältnisse trifft man besonders bei den sehr einfach organisierten Hydroidpolypen an, wovon im Hinblick auf die Veränderung der Polarität schon vorher gesprochen werden mußte (S. 193 ff). Wenn bei zwei mit den gleichnamigen Polen vereinigten Teilstücken von *Hydra* nach dem Zerschneiden des einen der beiden Komponenten an der Wundfläche nicht eine diesem Körperende entsprechende Bildung erscheint, sondern vielmehr die entgegengesetzte, z. B. bei zwei mit den Oralenden vereinigten Hinterstücken anstatt der Fußscheibe ein Kopf mit Tentakeln (Fig. 121, S. 195) oder umgekehrt bei zwei mit den aboralen Enden vereinigten Vorderstücken an Stelle des Kopfes eine Fußscheibe (Fig. 120 *H*—*K*, S. 193), so sieht diese Herstellung eines vollständigen Tieres, unter Umgehung der Polarität der einzelnen Teilstücke, doch sehr nach einer Beeinflussung des einen durch den anderen Komponenten aus. Ganz be-

sonders ist dies der Fall, wenn dasjenige der beiden Teilstücke, an welchem die nicht hingehörige Bildung auftritt, kleiner ist als der andere Komponent. Dann fällt die Beeinflussung durch den an Masse größeren noch mehr in die Augen. Dies gilt z. B. dann, wenn an den mit den aboralen Enden vereinigten Vorderstücken nach Abtrennen des einen von ihnen in der Nähe der Vereinigungsstelle an diesem nun weit kleiner gewordenen Komponenten anstatt des Kopfes eine Fußscheibe auftritt (Fig. 120) und damit die Ausbildung des Ganzen zu einem vollständigen Tier garantiert ist.

Sehr deutlich ist die Einflußnahme des großen auf den kleineren Komponenten auch dann, wenn sich letzterer, ebenfalls unter Umgehung der Polarität, vollständig der im Sinne des Hauptstückes erfolgenden und sozusagen von ihm dirigierten Neubildung einfügt, wie dies bei dem früher besprochenen Fall der Transplantation eines Stengelstückes von *Tubularia* in umgekehrter Orientierung geschieht (Fig. 124 *A*—*C*, S. 199). Dieses Stück wird bei der in der Richtung des Hauptstückes erfolgenden Polypenbildung derartig angefügt, daß trotz der inversen Stellung des kleinen Stückes der Polyp gleichzeitig aus ihm und dem Hauptstück hervorgeht.

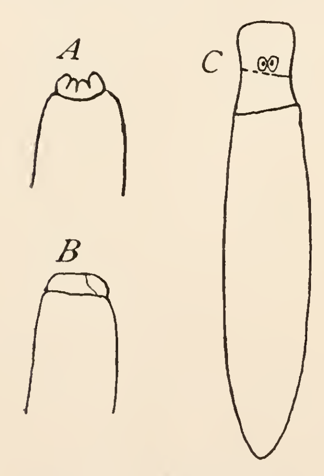


Fig. 143. Übertragung eines kleinen Teilstücks vom Kopf der *Phagocata gracilis* in inverser Stellung an das Vorderende eines des Kopfes beraubten Wurms (*A*); dasselbe bei *Planaria maculata* (*B*); *C* Ausbildung eines Kopfes an einem derartig angesetzten Stück (*A*) bei *Phagocata gracilis* (nach L. V. Morgan 1906).

Ganz ähnliche Ergebnisse lassen sich bei den Planarien erzielen, wenn kurze Stücke mit der vorderen Schnittfläche auf die vordere Schnittfläche eines großen, fast noch vollständigen Wurmes übertragen, also gleichnamige (vordere) Pole vereinigt werden (Fig. 143 *A* u. *B*). Dann kann zwar (nach den Beobachtungen von L. V. Morgan) am freien Ende des aufgesetzten Stückes, wie es der Polarität entspricht, ein Schwanzende gebildet werden, aber unter Überwindung der Polarität kann auch die Ausbildung eines Kopfes am freien Ende des kleinen Pfropfstückes erfolgen

(Fig. 143 *A—C*). Vom vorderen Ende ist also anstatt eines Schwanzes ein Kopf gebildet worden und daher trotz der inversen Einfügung des kleinen Vorderstückes die Herstellung eines vollständigen Tieres geschehen. Die Annahme, daß dabei eine Beeinflussung des kleinen durch den großen Komponenten stattgefunden hat, liegt zum mindesten sehr nahe.

Auch bei Regenwürmern sind ähnliche Beobachtungen gemacht worden und zwar kommt ein von Hazen ausgeführter Versuch in Betracht, bei welchem ein Regenwurm, dem vorn nur wenige Segmente fehlten, mit einem anderen vereinigt wurde, welchem ebenfalls vorn einige Segmente abgeschnitten waren, also eine Vereinigung zweier Würmer mit den oralen Enden. Wenn dann nach eingetretener Verwachsung der eine Wurm so abgetrennt wurde, daß einige wenige Segmente seines Vorderendes an demjenigen des anderen Wurmes haften blieben, so gelangt am freien Ende dieses in umgekehrter Richtung übertragenen Stückes bei der Regeneration unter Umständen nicht ein Schwanzende, sondern (entgegen der Polarität dieses Teilstücks) ein Kopf zur Ausbildung. Versuche ähnlicher Art, die von C. Ruttloff angestellt wurden, dürften dies bestätigen. Die Möglichkeit, daß trotz der inversen Richtung des eingeheilten Stückes aus diesem und dem Hauptstück ein vollständiger Wurm zustandekommt, scheint also hier gegeben zu sein und auch in diesem Fall besteht die Vermutung, daß die ungewöhnliche Art der Regeneration auf eine Beeinflussung des kleinen durch den großen Komponenten zurückzuführen sei.

Gewiß ist bei allen den zuletzt besprochenen Erscheinungen daran zu denken, daß es sich nur um Heteromorphosen handelt, wie Morgan dies speziell auch beim Regenwurm vermutet. Diese Möglichkeit ist deshalb noch um so größer, weil alle die betreffenden Tierformen zur Hervorbringung von Heteromorphosen neigen und ganz gewiß wird man jene Bildungen als solche ansehen können, aber selbst das Auftreten von Heteromorphosen dürfte sich unter diesen besonderen Umständen für die Möglichkeit einer Beeinflussung des einen durch den anderen Komponenten im obigen Sinn verwerten lassen. Dieselbe Schwierigkeit besteht auch hinsichtlich der von Harrison und

Morgan an Froschlarven ausgeführten Versuche, bei welchen man zwei Larven mit dem angeschnittenen Schwanzenden vereinigte und nach erfolgter Verheilung eine von beiden nahe der Vereinigungsstelle abtrennte (Fig. 144 *A*). Die Folge dieser Operation war, daß an der Wundstelle Regeneration und zwar diejenige eines Schwanzanhanges erfolgte (Fig. 144 *B* u. *C*), in welchem sich Chorda und Nervenstrang fanden und auch die Muskulatur vorhanden war. Diese im Sinn des transplantierten Stückes als Heteromorphose erscheinende Neubildung ergänzt jedenfalls wie in den vorher besprochenen Fällen die beiden Teilstücke in einer Weise, daß zwar kein recht normales, aber immerhin ein dem normalen einigermaßen entsprechendes Individuum zustande kommt. Die Annahme eines von dem Ganzen ausgehenden richtenden Einflusses auf die an dem angesetzten Stück sich vollziehende Neubildung scheint somit auch in diesem Fall zunächst die gegebene zu sein.

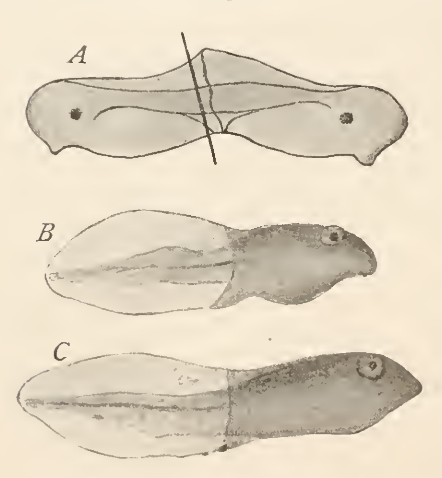


Fig. 144. *Rana virescens.* *A* zwei mit den aboralen Enden vereinigte Larven, von denen die eine so, wie der schräge Strich es angibt, abgeschnitten wurde; *B* u. *C* Larven, die nach dieser Operation einen inversen Schwanz zur Ausbildung brachten (*A* 2 Tage, *B* 38 Tage, *C* 89 Tage nach der Operation nach R. G. Harrison 1898).

Wenn die Deutung, welche den Transplantationsversuchen an Hydroiden, Planarien, Lumbriciden und Amphibienlarven hier beigelegt wird, eine richtige ist, so würde die Polarität des einen Komponenten unter dem überwiegenden Einfluß des anderen eine Änderung in ihr Gegenteil erfahren. Diese an und für sich recht schwierige Vorstellung wird erleichtert durch die gelegentlich eintretende Fähigkeit der betr. Körperpartien, andere als die normaler Weise von ihnen ausgehenden Teile liefern zu können, d. h. unter Umständen Heteromorphosen zu bilden. Die Beeinflussung selbst und ihr Zustandekommen ist damit natürlicher Weise nicht erklärt und wir vermögen nicht zu sagen, welcher Art sie ist, ob sie etwa in einer Umlagerung kleinster Teilchen besteht

und durch das Nervensystem oder auf welchem Wege sonst sie vermittelt wird.

Zweifellos sind dies höchst interessante und wichtige, nur leider recht schwer zu beantwortende Fragen, welche neue und wertvolle Beziehungen der Transplantation zur Regeneration eröffnen; ihre weitere Behandlung dürfte sich gewiß als sehr aussichtsreich und fruchtbringend für beide Probleme erweisen. Gleichzeitig liessen diese Erscheinungen abermals die zwischen Regeneration und Transplantation bestehende enge Verbindung erkennen und indem sie uns wieder zu dem ersteren der beiden Gebiete zurückführten, zeigten sie uns das Problem von einer Seite, welche das ihm auch neuerdings wieder entgegengebrachte weitgehende Interesse vollauf rechtfertigt.

Erläuterungen und Literaturangaben.

1) (S. 1). Von Literatur, welche die Probleme der **Regeneration** und **Transplantation** in mehr allgemeiner Weise behandelt, seien die folgenden Abhandlungen und größeren Werke angeführt:

L. Aschoff, Regeneration und Hypertrophie. Ergebnisse der allgemeinen patholog. Morph. u. Physiol. (Lubarsch u. Ostertag), 1895.

Yves Delage, La structure du protoplasma, les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris 1895.

D. Barfurth, Regeneration und Involution. Jährliche Berichte in: Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgesch., Bd. I—XIV, 1891—1904.

Ders., Die Erscheinungen der Regeneration bei den Wirbeltieren. O. Hertwig, Handbuch der vergl. u. exper. Entwicklungsgesch. III, 3, 1906.

H. Driesch, Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.

Ders., Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgesch., Bd. VIII, 1898.

Ders., Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie, Bd. XI. Ebenda 1901. (Wiesbaden 1902.)

Ders., Die Entwicklungsphysiologie von 1902—1905; ebenda Bd. XIV, 1904. (Wiesbaden 1905.)

C. Garré, Transplantationen in der Chirurgie. Vortrag auf der 78. Vers. D. Naturf. u. Ärzte 1906. Münch. Medizin. Wochenschrift, Bd. LIII, No. 41, 1906.

K. Goebel, Organographie der Pflanzen, § 4. Jena 1898.

Ders., Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., Bd. XXII, 1902.

Ders., Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora, (Ergänzungs)-Bd. XCV, 1905.

L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, S. 397 ff. Korrelationen etc. Jena 1904.

G. Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, S. 1. Restitution. Jena 1903.

O. Maas, Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte, S. 98 ff. Regeneration etc. Wiesbaden 1903.

W. Magnus, Regenerationserscheinungen bei Pflanzen. Naturwissenschaftl. Wochenschrift, Bd. V, No. 40, 1906.

F. Marchand, Die Prozesse der Wundheilung. (Deutsche Chirurgie) 1901.

T. H. Morgan, Regeneration. New-York 1901.

B. Němec, Studien über die Regeneration. Berlin 1905.

W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 204. Reproduktion und Regeneration. Leipzig 1904.

H. Przibram, Regeneration. Bericht in Ergebn. d. Physiologie, Bd. I, 1904.

Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Tiere. Leipzig und Wien 1904.

Ders., Die Regeneration als allgemeine Erscheinung in den drei Reichen. Vortrag 78. Vers. D. Naturf. u. Ärzte 1906.

W. Roux, Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, 1. Heft, S. 65 ff. Regulatorische Entwicklung etc. Leipzig 1905.

H. Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878.

Ders.: Transplantationen am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.

A. Weismann, Das Keimplasma, S. 124 ff. Regeneration. Jena 1892.

---

2) (S. 2). Bezüglich des **Ersatzes verloren gegangener Körperteile in der Regeneration bei Pflanzen** sei außer auf die bereits vorstehend angegebenen Abhandlungen von Driesch, Goebel, Jost, Küster, Magnus, Morgan und Vöchting noch auf folgende verwiesen:

a) Regeneration und Ersatz durch Adventivbildungen.

K. Goebel, Weitere Stadien über Regeneration. Flora, Bd. XCII, 1903.

Ders., Regeneration bei Utricularia. Flora, Bd. XCIII, 1904.

G. Klebs, Entwicklungsänderungen bei Pflanzen, Jena 1903.

L. Kny, Künstliche Spaltung der Blütenköpfe von Helianthus annuus. Naturwissenschaftl. Wochenschrift, Bd. IV, No. 47, 1905.

G. Lopriore, Über die Regeneration gespaltener Stammspitzen. Berichte der D. Botan. Ges., Bd. XIII, 1895.

L. Peters. Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei Helianthus annuus und Polygonum cuspidatum. Göttingen 1897.

H. Vöchting, Über die Regeneration der Araucaria excelsa. Jahrbuch für wissenschaftl. Botanik, Bd. XL, 1904.

H. Winkler, Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von Torenia asiatica. Berichte der D. Botan. Ges., Bd. XXI, 1903.

Ders., Über regenerative Sproßbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von Passiflora coerulea. Berichte der D. Botan. Ges., Bd. XXIII, 1905.

b) Regeneration an Wurzeln.

G. Lopriore, Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. Nova Acta Leopold. Carol., Bd. LXVI, 1896.

Ders., Regeneration von Wurzeln und Stämmen infolge traumatischer Einwirkungen. Internation. Botan. Kongreß. Jena 1906.

B. Němec, Studien über Regeneration. Berlin 1905.

K. Prantl, Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an den Angiospermenwurzeln. Arb. Botan. Inst., Würzburg, Bd. I, 1874.

S. Simon, Untersuchungen über dle Regeneration der Wurzelspitze. Jahrbuch für wissenschaftl. Botan., Bd. XL, 1904.

c) Regeneration an Blättern.

W. Figdor, Über Regeneration der Blattspreite bei Scolopendrium scolopendrium. Berichte der D. Botan. Ges., Bd. XXIV, 1906.

K. Goebel, Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl. 1902, Bd. XXII, und Allg. Regenerationsprobleme, Flora (s. auch oben), 1905.

F. Hildebrand, Die Gattung Cyclamen. Jena 1898.

F. Hildebrand, Über eine eigentümliche Ersatzbildung an einem Keimling von Cyclamen Miliarakisii etc. Berichte der D. Botan. Ges., Bd. XXIV, 1906.

H. Winkler, Über die Regeneration der Blattspreite bei einigen Cyclamenarten. Berichte der D. Botan. Ges., Bd. XX, 1902.

---

3) Regeneration an Kristallen (S. 14).

Auch hier kann nur die hauptsächlichste und für die Art der Darstellung besonders in Betracht kommende Literatur genannt werden, wobei außerdem auf die Abhandlungen von Jordan, Rauber, O. Lehmann und Przibram verwiesen sei.

E. Albrecht, Vorfragen der Biologie. Wiesbaden 1899.

D. Barfurth, Berichte über Kristallregeneration in den Berichten über Regeneration. Merkel-Bonnets Ergebnisse, Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. V—XIV, 1895—1904.

O. Bütschli, Mechanismus und Vitalismus. Leipzig 1901.

H. Driesch, Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.

E. Haeckel, Generelle Morphologie, Bd. I, S. 137, 1866.

H. Jordan, Der Wiederersatz verstümmelter Kristalle. Archiv für Anat. und Phys. 1842.

O. Lehmann, Molekularphysik, Bd. II. Leipzig 1889.

Ders., Über das Zusammenfließen und Ausheilen fließend weicher Krystalle. Zeitschrift für physik. Chemie, Bd. XVIII, 1895.

Ders., Flüssige Kristalle. Leipzig 1904.

Ders., Die Gestaltungskraft fließender Kristalle. Verhandlungen der D. Physikal. Ges. Braunschweig, Bd. VIII, No. 7, 1906.

Ders., Scheinbar lebende fließende Kristalle. Umschau No. 17, 1906.

Ders., Fließende Kristalle und Organismen. Archiv für Entwicklungsmech., Bd. XXI, 1906.

Ders., Die Bedeutung der flüssigen und scheinbar lebenden Kristalle für die Theorie der Molekularkräfte. Verhandlungen der Naturwissenschaftlichen Vereinigung Karlsruhe, Bd. XIX, 1906.

Ders., Erweiterungen des Existenzbereichs flüssiger Kristalle. Annalen der Physik, Bd. XXI, 4. F. 1906.

Ders., Flüssige Kristalle und die Theorie des Lebens (Vortrag 78. Nat. Forsch. Ver. Stuttgart). Leipzig 1906.

T. H. Morgan, Regeneration, S. 263. New-York 1901.

H. Przibram, Formregulationen verletzter Kristalle. Zeitschrift für Kristallographie und Mineralogie, Bd. XXXIX, 1904.

A. Rauber, Die Regeneration der Kristalle. Leipzig 1895.

Ders., Atlas der Kristallregeneration. Berlin 1901.

W. Roux, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen I. Leipzig 1905.

Ders., Die angebliche künstliche Erzeugung von Lebewesen. Umschau 1906.

H. Spencer, Die Prinzipien der Biologie, übersetzt von Vetter, Bd. I, S. 193. Stuttgart 1876.

Seitdem der Abschnitt über **Kristallregeneration,** bezw. deren Vergleichung mit der Regeneration der Organismen niedergeschrieben wurde, erschienen über diesen Gegenstand einige, zum Teil sehr eingehende Abhandlungen, die im Text nicht mehr berücksichtigt werden konnten. Erschöpfend, auch in historischer Beziehung, behandelt die ausführliche

Publikation von Przibram das Gebiet und auch bezüglich derjenigen von Barfurth scheint dies der Fall zu sein; im Original ist sie mir leider nicht zugänglich, doch gibt Barfurth ganz neuerdings von ihr ein ausführliches Autoreferat, wie er auch schon in seinen früheren Berichten die Kristallregeneration eingehend berücksichtigte:

D. Barfurth, Das Regenerationsvermögen der Kristalle und Organismen. Biophysikalisches Zentralblatt, Bd. I, 1906.

Ders., Regeneration. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. XV, 1905 (1906).

H. Driesch, Bemerkungen zu Przibrams Kristallanalogien. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XXIII, 1907.

H. Przibram, Kristallanalogien zur Entwicklungsmechanik der Organismen. Ebenda Bd. XXII, 1906.

L. Rhumbler, Aus dem Lückengebiet zwischen organischer und anorganischer Materie. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. XV, 1905 (1906).

---

4) (S. 24). Einige der älteren Werke seien hier angeführt, im übrigen sei auf Morgan (Regeneration 1901) und Bülows Einleitung verwiesen:

Ch. Bonnet, Traité d'Insectologie. II. P. Observations sur quelques espèces de Vers d'eau douce etc. Paris 1745.

C. Bülow, Über Teilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern. Archiv für Naturgeschichte, Bd. XLIX, 1882.

O. F. Müller, Von Würmern des süßen und salzigen Wassers. Kopenhagen 1771.

R. A. de Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. VI, Préface. Paris 1742.

L. Spallanzani, Prodromo di un opera sopra le riproduzioni animali. Modena 1768 (Genf 1768 [Programm], Leipzig 1769 [Math. physikal. Abhandl.]).

A. Trembley, Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce. Leide 1744.

---

5) Regeneration bei Protozoen (S. 27).

E. G. Balbiani, Rech. expér. sur la mérotomie des Infusories ciliés. Recueil Zool. Suisse, T. V, 1888, und Annales de Micrograph., T. IV, 1892.

K. Brandt, Über Actionosphaerium Eichhorni. Inaug.-Diss. Halle 1893.

A. Gruber, Über künstliche Teilung bei Infusorien. Biolog. Zentralbl., Bd. IV, 1884—85.

Ders., Zur Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. Naturforsch. Ges., Freiburg i. Br. Bd. I, 2, 1886.

Ders., Mikroskopische Vivisektion, ebenda Bd. VII, 1, 1893.

B. Hofer, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. für Naturw., Bd. XXIV, 1890.

F. Lillie, On the smallest parts of Stentor capable of regeneration. Journ. of Morphol. Vol. XII, 1, 1896.

T. H. Morgan, Regeneration of proportionate structures in Stentor. Biol. Bull., Vol. II, 1901.

M. Nußbaum, Über spontane und künstliche Teilung von Infusorien. Verh. Naturhistor. Ver. Rheinlande, Bd. XLI, 1884.

Nußbaum, Über die Teilbarkeit der lebenden Materie. Teilung der Infusorien. Archiv für mikrosk. Anat., Bd. XXVI, 1886.

S. Prowazek, Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Zentralbl., Bd. XXI, 1901.

Ders., Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen. Archiv für Protistenkunde, Bd. III, 1903.

N. M. Stevens, Notes on regeneration in Stentor coeruleus. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XVI, 1903.

M. Verworn, Biologische Protistenstudien. Zeitschr. für wissenschaftl. Zool., Bd. XLVI, 1888.

Ders., Psychophysische Protistenstudien. Jena 1890.

6) Regeneration an Pflanzenzellen (S. 33).

Eine Zusammenstellung über die Regeneration an pflanzlichen Zellen findet sich bei E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, S. 10ff, Jena 1903.

G. Klebs, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Botan. Inst. Tübingen, Bd. II, 1888.

H. Miehe, Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Berichte der Botan. Ges., Bd. XXIII, Nr. 7, 1905.

Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Halle 1879.

C. O. Townsend, Über den Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Jahrb. für wissensch. Botan., Bd. XXX, 1897.

7) (S. 34). Bei der großen Bedeutung, welche der Zellkern für die Regenerationsvorgänge an der Zelle besitzt, liegt es nahe, wenn auch nur ganz andeutungsweise, seiner Bedeutung für die Zelle im allgemeinen zu gedenken. Abgesehen von seiner außerordentlich großen Wichtigkeit als „Teilungsorgan“ der Zelle, kommt ihm eine solche gewiß auch für die übrigen Verrichtungen der Zelle zu. Die Veränderungen, welche er in Lage, Form und Struktur bei verschiedenen Tätigkeitszuständen der Zelle erfahren kann, sowie die in neuerer Zeit wieder besonders stark betonten Wechselwirkungen zwischen Kern- und Cytoplasma (Kernplasmarelationen R. Hertwigs), weisen mit zwingender Notwendigkeit darauf hin.

Mit alledem ist aber die Frage nicht beantwortet, worin der für den Ablauf des Regenerationsprozesses, wie anderer Vorgänge in der Zelle, so bedeutungsvolle Einfluß des Kernes auf das Cytoplasma eigentlich besteht, worauf die Wechselwirkung zwischen beiden beruht und auf welche Weise sie sich vollzieht? Die Beantwortung dieser schwierigen und bisher längst nicht genügend geklärten Fragen führt auf das Gebiet der reinen Cytologie und kann hier nicht unternommen werden. Zur Orientierung seien einige ältere und neuere Spezialarbeiten, sowie einige Werke allgemeinen Inhalts genannt.

J. J. Gerassimoff, Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. Bull. Soc. Imp. Nat. 1892.

Ders., Über die Lage und Funktion des Zellkerns. Ebenda 1900.

Ders., Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Ebenda 1901.

Ders., Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. I, 1902.

G. Haberlandt, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.

O. Hertwig, Allgemeine Biologie. Jena 1906.

R. Hertwig, Korrelation von Zell- und Kerngröße etc. Biolog. Zentralbl., Bd. XXIII, 1903.
G. Klebs, Über den Einfluß des Kerns in der Zelle. Biolog. Zentralbl., Bl. VII, 1887.
E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. (Anatom.), Bd. IV, 1889.
J. Löb, Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. VIII, 1899.
S. Prowazek, Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Zentralbl., Bd. XXI, 1901.
E. Strasburger, Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Histologische Beiträge, Bd. V, 1893.
M. Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Archiv für Physiologie, Bd. LI, 1891.
Ders., Allgemeine Physiologie, II. Aufl. Jena 1877.
E. B. Wilson, The Cell in development and inheritance, II. Aufl. New-York 1900.

---

8) Bezüglich der (S. 34) zwischen den **einzelnen Formen der Regeneration** gemachten Unterscheidungen sei auf die eingangs angegebenen allgemeinen Darlegungen von Weismann (1892, S. 125 ff.); Roux (1905, S. 83 und „Entwicklungsmechanik des Embryos" 1893, Ges. Abh., II, S. 836); Barfurth (1903, S. 1 ff. und Ergebnisse); Delage (1895, S. 92 ff.); Morgan (1901, S. 20—25 und 128 ff.); E. Schultz (Über Regenerationsweisen, Biolog. Zentralbl. 1904, Bd. XXIV, S. 310—317); F. v. Wagner (Reparation bei Lumbriculus, Zool. Jahrb., Abt. Morphol. 1900, Bd. XIII, S. 604 und 1905, Bd. XXII, S. 150) und besonders Driesch verwiesen, der in seinem Buch über „Organische Regulationen" (1901, S. 35 ff. in dem Kapitel über Restitutionen oder Wiederherstellungsregulationen, sowie später S. 95 ff.) den Gegenstand sehr eingehend behandelt und eine Klassifikation der hierher gehörenden Erscheinungen gibt.

---

9) Regenerationsversuche an einigen wirbellosen Tieren (S. 36).

Hydroidpolypen.

G. Gast und E. Godlewski, Die Regulationserscheinungen bei *Pennaria Cavolinii*. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XVI, 1903.
H. D. King, Experiments on regeneration in Hydra viridis. Ebenda Bd. XIII und XVI, 1902 und 1903.
F. Peebles, Experimental studies on Hydra. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. V, 1897.
Dies., Experiments in regeneration and grafting of Hydroza. Ebenda Bd. X, 1900.
M. Nußbaum, Über die Teilbarkeit der lebenden Materie etc. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XXIX, 1887.

Regenerationsversuche an Medusen sind schon früher von Eimer und in den letzten Jahren wieder von Morgan (Regeneration, 1901, S. 125) und Hargitt (Zool. Bull. Vol. I, 1897, Biol. Bull. Vol. I u. IV, 1899 u. 1902, Journ. of Exper. Zool. Vol. I, 1904) angestellt worden.

Versuche an Planarien.

Die Zahl der mit experimentellen Studien an Turbellarien, speziell Planarien sich beschäftigenden Untersuchungen ist in den letzten Jahren eine sehr große geworden; hier können nur die gerade in Betracht kommenden genannt werden.

C. M. Child, Studies on Regulation (of Planaria). Journ. of Exper. Zool., Vol. I and II, Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. XX, H. 2 und 3, 1905 und 1906.

F. R. Lillie, Regeneration and Regulation in Planarians. Americ. Nat., Vol. XXXIV, 1900, und Americ. Journal of Physiology, Vol. VI, 1901.

T. H. Morgan, Regeneration in Planarians. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. V, 1897.

Ders., Regeneration of Planara maculata. Ebenda Bd. VII, 1898.

Ders., Regeneration in Planarians. Ebenda Bd. X, 1900.

Ders., Growth and Regeneration in Planaria lagubris. Ebenda Bd. XIII, 1901.

Versuche an limikolen Oligochäten.

Außer den schon früher (S. 249) angeführten Arbeiten von Bonnet, und O. Fr. Müller seien nur genannt:

M. Abel, Regenerationsvorgänge bei den limikolen Oligochäten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. LXXIII, 1902.

C. Bülow, Teilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern. Archiv f. Naturgeschichte Bd. XLIX, 1882.

K. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. Arb. d. Zool. Inst. Würzburg, Bd. III, 1876—1877.

F. v. Wagner, Die Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus. Zool. Jahrb. (Morph. Abt.), Bd. XIII, 1900 und Bd. XXII, 1905.

Regeneration an Seesternen.

L. Frédéricq, L'autotomie chez les étoiles de mer. Revue scient. 3e sér., T. XIII. Paris 1887.

E. Haeckel, Die Kometenform der Seesterne und der Generationswechsel der Echinodermen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Suppl.-Bd. XXX, 1878.

V. L. Kellogg, Restorative regeneration of Linckia. Journ. Exper. Zool., Vol. I, 1904.

H. D. King, Regeneration in Asterias vulgaris. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. VII und IX, 1898 und 1900.

P. und F. Sarasin, Knospenbildung bei *Linckia multifora*. Ergebn. naturwissenschaftl. Reisen auf Ceylon, Bd. I. Wiesbaden 1888.

H. Simroth, Anatomie und Schizogonie von Ophiactis virens. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XXVII und XXVIII, 1877.

C. Zeleny, The Rate of regeneration of the arms in the Brittle-star (Ophioglypha lacertosa). Biol. Bull., Vol. VI, 1904.

Teilung und Regeneration bei Turbellarien und Anneliden.

Außer den oben genannten Arbeiten von Bonnet, O. Fr. Müller, K. Semper, C. Bülow und F. v. Wagner sei verwiesen auf:

A. Agassiz, On alternate generation in Annelids. Journ. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 7, 1862.

C. M. Child, Fission and regulation in Stenostoma. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XV, 1902.

H. Driesch, Skizzen zur Restitutionslehre. Amphiglaena mediterranea. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XX, 1905.

L. v. Graff, Neue Mitteilungen über Turbellarien. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie, Bd. XXV, 1875.

Ders., Monographie der rhabdocölen Turbellarien. Leipzig 1882.

J. v. Kennel, Über Ctenodrilus pardalis. Arb. d. Würzb. Zoolog. Inst., Bd. V, 1882.

F. v. Wagner, Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Mikrostomum. Zoolog. Jahrbuch, Bd. IV, 1890.

M. Graf Zeppelin, Bau und Teilung des Ctenodrilus monostylos. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXXIX, 1883.

---

10) Die **Beziehungen der Regeneration zur Teilung und Knospung** (S. 46) sind in Morgans Buch über Regeneration ausführlich behandelt, ebenso bei:

J. v. Kennel, Teilung und Knospung der Tiere. Dorpat 1887.

A. Lang, Über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere etc. Jena 1888.

O. Seeliger, Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung der Metazoen. Verhandl. der D. Zoolog. Ges. 1896.

E. Schultz, Regeneration, Embryonalentwicklung und Knospung. Biologisches Zentralblatt, Bd. XXII, 1902.

Sowie auch in Weismanns Buch über das Keimplasma; weitere Literatur bei Seeliger und Morgan.

---

11) Wiederholte Regeneration (S. 49).

M. Abel, Regenerationsvorgänge bei den limikalen Oligochaeten. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXXIII, 1902.

A. Bauer, La régénération des membres amputés chez le têtard de Grenouille. Journ. Anat. Phys., T. XLI, 1905.

H. Driesch, Die Restitutionen der *Clavellina lepadiformis*. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XIV, S. 256, 1902.

Ders., Skizzen zur Restitutionslehre; ebenda Bd. XX, 1905.

Ders., Regenerierende Regenerate; ebenda Bd. XXI, 1906.

K. Ribbert, Über Neubildung von Talgdrüsen; ebenda Bd. XVIII, 1904.

---

12) Bezüglich der **Autotomie und der Auffassung der Regeneration als Anpassungserscheinung** (S. 52 und 55) sei hauptsächlich auf Weismanns Keimplasma und Morgans Buch: Regeneration, ferner auf die eingangs zitierten Abhandlungen allgemeineren Inhalts von Barfurth, Roux, Driesch, Przibram, Vöchting und Goebel verwiesen, ferner auf:

E. A. Andrews, Autotomy in the Crab. Americ. Naturalist, Vol. XXIV, 1890.

E. Bordage, Régénération chez les Phasmides. Ann. Soc. Ent. de la France, Vol. LXVII, 1898.

Ders., Contributions à l'étude de la régénération des appendices chez les Arthropodes. Bull. Soc. Ent. de la France 1900 (und frühere bei P. Friedrich angeführte Arbeiten desselben Autors).

Ders., Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers Arthropodes. Bull. scient. de la France et de la Belgique, T. XXXIX, 1905.

L. Frédéricq, Sur l'autotomie etc. chez les animaux. Archiv. Zool. exp. gén. Sér. 2. Paris 1883.

Ders., Mutilations spontanées etc. Revue scient. Paris, 3e sér. T. XII, 1886.

P. Friedrich, Regeneration der Beine und Autotomie bei Spinnen. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XX, 1906.

M. A. Giard, L'autotomie dans la série animale. Rev. scient., 3e sér. T. XIII, 1887.

K. Goebel, Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 1905, Bd. XCV, Ergänzungsband.

R. Godelmann, Autotomie und Regeneration bei Bacillus Rossii. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XII, 1901.

O. Hertwig, Allgemeine Biologie, S. 549. Jena 1906.

O. Hübner, Neue Versuche aus dem Gebiet der Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen. Zoologische Jahrbücher, Syst. Abt., Bd. XV, 1901.

Th. Morgan, Regeneration and liability to injury. Zoog. Bull. Vol. I, 1898 und Regeneration 1901.

Ders., Regeneration of the appendages of the Hermit-Crab. Anat. Anz., Bd. XVII und XX, 1899 u. 1902,.

J. Nusbaum, Vergleichende Regenerationsstudien (Polychaeten). Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXXIX, 1905.

E. Ponfick, Über Regeneration der Leber. Verhandl. 10. Internat. Medizin. Kongreß Berlin 1890.

Ders., Über das Wesen der Leberrecreation. Medizin. Zentralbl., Bd. XXXII, 1894.

H. Przibram, Experimentelle Studien über Regeneration. Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. XI u. XIII, 1901 u. 1902.

H. Ribbert, Regeneration und Entzündung von Lymphdrüsen. Beitr. Path. Anat. u. allg. Pathol., Bd. VI, 1889.

Ders., Regeneration der Schilddrüsen. Archiv path. Anat., Bd. CXVII, 1890.

Ders., Zur Regeneration der Leber und Niere. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XVIII, 1904. (Sowie eine Reihe früherer Arbeiten desselben Verfassers.)

E. Riggenbach, Beobachtungen über Selbstverstümmelungen. Zool. Anz., Bd. XXIV, 1901.

O. Römer, Knospung, Degeneration und Regeneration bei marinen ektoprokten Bryozoen. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXXXIV, 1906.

E. Schultz, Regeneration von Spinnenfüßen. Trav. Soc. Imp. Nat. St. Petersburg Vol. XXIX, 1898.

O. Seeliger, Die ungeschlechtliche Vermehrung der endoprokten Bryozoen. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XLIX, 1889.

H. Vöchting. Regeneration der *Araucaria excelsa*. Jahrbuch für wissenschaftl. Botanik, Bd. XL, 1904.

A. Weismann, Tatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. Anat. Anzeiger Bd. XV, 1899.

13) Regeneration von Organen bei Anneliden und Turbellarien (S. 67).

M. Abel, Regenerationsvorgänge an limikolen Oligochäten. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXXIII, 1902.

H. Haase, Regenerationsvorgänge bei Tubifex. Ebenda Bd. LXV, 1898.

K. Hescheler, Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Jenaische Zeitschrift, Bd. XXX u. XXXI, 1896 u. 1898.

R. W. Hoffmann, Entwicklungsgeschichte der Oligochaeten. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXVI, 1899.

P. Iwanow, Die Regeneration von Kopf- und Rumpfsegmenten bei Lumbriculus. Ebenda Bd. LXXV, 1903.

J. Nusbaum, Vergl. Regenerationsstudien. Poln. Archiv für biol. u. medizin. Wissensch. Bd. I u. II, 1901 u. 1904.

H. W. Rand, The behaviour of the epidermis of the Earthworm in regeneration. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XIX, 1905.

H. Rievel, Die Regeneration des Vorder- und Enddarms bei den Anneliden. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXII, 1896.

E. Schultz, Aus dem Gebiet der Regeneration. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. LXVI, 1899.

Ders., Regeneration bei Phoronis. Ebenda Bd. LXXV, 1903.

F. v. Wagner, Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei *Lumbriculus variegatus*. Zoolog. Jahrbücher Anatom. Abt., Bd. XIII u. XXII 1900 u. 1905.

C. L. Bardeen, On the Physiology of Planaria maculata with especial references to the phenomena of regeneration. Americ. Journ. of Physiol., Vol. V, 1901.

E. Breslau, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXXVI, 1904.

F. Lillie, Regeneration and Regulation in Planarians. Americ. Journ. of Physiol. Vol. VI, 1901.

E. Mattiesen, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Süßwasser-Deudrocoelen. Ebenda Bd. LXXVII, 1904.

H. F. Thacher, The regeneration of the pharynx in Planaria maculata. Americ. Nat. Vol. XXXVI, 1902.

F. v. Wagner, Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Zentralbl., Bd. XIII, 1893.

---

14) Regeneration durch Bildung neuer aus ungleichartigen Teilen (S. 72).

E. F. Byrnes, On the regeneration of limbs in frogs after the exstirpation of limb-rudiments. Anatom. Anz., Bd. XV, 1899.

V. S. Colucci, Rigenerazione parziale dell'occhio nei Tritoni. Mem. Accad. Sc. Bologna Ser. 5, Vol. I, 1891.

H. Driesch, Die Restitutionen der *Clavellina lepadiformis*. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XIV, 1902.

A. Fischel, Über die Regeneration der Linse. Anatom. Hefte XV, 1900, und Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XV, 1902.

J. Loeb, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere II, 1892.

P. Mingazzini, Rigenerazione nei Tunicati. Boll. Soc. Nat. Napol., Ser. I, Vol. V, 1891.

E. Müller, Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation bei Tritonen. Archiv für mikrosk. Anat., Bd. XLVII, 1896.

J. Ost, Regeneration der Extremitäten bei Arthropoden. Archiv für Entwicklungsmech. Bd. XXII, 1906.

H. Przibram, Experimentelle Studien über Regeneration. Ebenda Bd. XI, 1901.

M. A. Reed, Regeneration of the first leg of the crayfisch. Ebenda Bd. XVIII, 1904.

W. Roux, Entwicklungsmechanisches Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen. Ges. Abhandl. II, S. 796.

L. S. Schultze, Regeneration des Ganglions bei *Ciona intestionalis*. Jen. Zeitschr., Bd. XXXIII, 1900.

G. Wolff, Regeneration der Urodelenlinse. Archiv für Entwicklungsmech., Bd. I u. XII, 1895 u. 1901.

15) Orientierung und Umlagerung von Regeneraten (S. 79).

Über diese Fragen haben sich besonders Barfurth, Driesch, Morgan und Tornier eingehend ausgesprochen, indem sie die Faktoren der hierbei stattfindenden, durch Wachstumsvorgänge hervorgerufenen Umlagerungen zu ergründen suchten; es sei auf ihre unten genannten Abhandlungen, sowie auf die für Superregeneration und Doppelbildungen erwähnte Literatur verwiesen. Harper gibt für Stylaria an, daß bei entsprechend schräg geführtem Schnitt die Regenerationsknospe am Vorderende im rechten Winkel zur Körperachse auswächst und die Geradestreckung des Kopfregenerats nach Eindringen des Pharynxlumens in diese Region wahrscheinlich unter dem Einfluß der peristaltischen Bewegungen des Darmkanals erfolgt.

D. Barfurth, Versuche zur funktionellen Anpassung. Archiv für mikrosk. Anat., Bd. XXXVII, 1891.

Ders., Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltieren. O. Hertwigs Handbuch, Bd. III, 3, 1906.

C. M. Child, Form regulation in Cerianthus. Biol. Bull., Vol. V u. VI, 1903 u. 1904.

Ders. und A. N. Young: Regeneration of the appandages of the Agrionidae. Archiv für Entwicklungsmech., Bd. XV, 1903.

H. Driesch, Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia. Vierteljahrsschrift Naturforsch. Ges., 41. Jahrgang, 1896.

Ders., Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Ergeb. Anat. Entw., Bd. VIII, 1898.

Ders., Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.

Ders., Skizzen zur Restitutionslehre. Archiv für Entwicklungsmech., Bd. XX, 1905.

E. H. Harper, Notes on regeneration in Stylaria lacustris. Biol. Bull., Vol. VI, 1904.

K. Hescheler, Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Jen. Zeitschr., Bd. XXX u. XXXI, 1896 u. 1898.

T. H. Morgan, Regeneration 1901 und Regeneration in Teleosts. Archiv für Entwicklungsmech., Bd. X, 1900.

G. Tornier, Über Amphibiengabelschwänze und einige Grundgesetze der Regeneration. Zool. Anz., Bd. XXIII, 1900.

16) Umlagerung, Wachstum, Restitution und Regulation (S. 83).

C. R. Bardeen, Physiology of the Planaria maculata with especial reference to the phenomena of regeneration. Americ. Journ. Physiol., Vol. V, 1901.

Ders., Embryonic and regenerative Development in Planarians. Biol. Bull., Vol. III, 1902.

D. Barfurth, Versuche zur funktionellen Anpassung. Archiv für mikrosk. Anat., Bd. XXXVII, 1891.

Ders., Die Erscheinungen der Regeneration bei den Wirbeltieren. O. Hertwigs Handbuch, Vgl. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Bd. III, 3, Jena 1906.

E. E. Bickford, Notes on Regeneration etc. in Tubularia. Journ. Morph., Bd. IX, 1894.
C. M. Child, Formregulation in Cerianthus. Biol. Bull., Vol. V—VIII, 1903—1905.
Ders., Studies in Regulation. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XV, XIX u. XX, 1902—1905.
Ders., Studies on Regulation. Journ. of Exper. Zoology, Vol. I u. II, 1904 u. 1905.
R. Czwikilitzer, Zur Regeneration des Vorderendes von *Ophryotrocha puerilis*. Archiv für Entwicklungsmech., Bd. XIX, 1905.
H. Driesch, Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia. Vierteljahrsschrift Nat. Ges. 41. Jahrgang, Zürich 1896.
Ders., Studien über das Regulationsvermögen bei Tubularia. Archiv f. Entwicklungsmech., Bd. V, IX u. XI, 1897, 1899 u. 1901.
Ders., Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.
Ders., Regulation bei Clavellina. Archiv für Entwicklungsmech., Bd. XIV, 1902.
Ders., Skizzen zur Restitutionslehre. Ebenda, Bd. XX, 1905.
E. Godlewski, Regulationsvorgänge bei Tubularia. Ebenda, Bd. XVIII, 1904.
A. Graf, Eine rückgängig gemachte Furchung. Zool. Anzeiger, Bd. XVII, 1894.
G. Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
Ders.. Über künstliche Metamorphosen. Abandl. Naturforsch. Ges. Halle, Bd. XXV, 1906.
E. Korschelt, Über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer. Sitzungsber. Ges. Bef. Naturwissensch. Marburg 1897.
Ders., Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden. Verhandl. der D. Zool. Ges. (Heidelberg) 1898.
F. Lillie, Regeneration und Regulation in Planarians. Americ. Journ. Physiol., Vol. VI, 1901.
J. Löb, Transformation and Regeneration of Organs. Ebenda, Vol. IV, 1900.
T. H. Morgan, Regeneration in Planarians. Archiv für Entwicklungsmech., Bd. V, VII, X u. XIII, 1897—1901.
Ders., Regeneration in Bipalium. Ebenda, Bd. IX, 1900.
J. Nusbaum und S. Sidoriak, Regeneration an Embryonen von Bachforellen. Ebenda, Bd. X, 1900.
F. Peebles, Experimental Studies on Hydra. Ebenda, Bd. V, 1897.
H. Przibram: Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration einer ägyptischen Gottesanbeterin (Sphodromantis bioculata). Ebenda, Bd. XXII, 1906.
H. W. Rand, Regeneration and regulation in Hydra. Ebenda, Vol. VIII, 1899.
E. Schultz, Reduktionen: I. Hungererscheinungen bei Planaria. Ebenda, Bd. XVIII, 1904.
Ders., II. bei Hydra fusca. Ebenda, Bd. XXI, 1906.
N. M. Stevens, Regeneration in Tubularia. Ebenda, Bd. XIII, 1902.
H. Vöchting, Über die Bildung der Knollen. Bibl. botanica, IV, 1887.
Ders., Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. f. wissenschaftlichen Botanik, Bd. XXXIV, 1900.
E. B. Wilson, Notes in Merogony and Regeneration in Renilla. Biol. Bull., Vol. IV, 1903.
H. Winkler, Nachträgliche Umwandlung von Blütenblättern und Narben in Laubblätter. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XX, 1902.

---

17) Kompensatorische Regulation und Hypertrophie (S. 101).

T. H. Morgan, Notes on Regeneration. Biol. Bull., Vol. VI, 1904.
F. Pischinger, Über Bau und Regeneration des Assimilationsapparats von Streptocarpus und Monophyllaea. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, mathem.-nat. Klasse, Bd. CXI, 1903.

H. Przibram, Experimentelle Studien über Regeneration. Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. XI, 1901.

Ders., Die Heterochelie bei dekapoden Crustaceen. Ebenda, Bd. XIX, 1905.

H. Ribbert, Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und Regeneration. Ebenda, Bd. I, 1894.

E. B. Wilson, The Reversal of asymmetry in the regeneration of the chelae in Alpheus. Biol. Bull., Vol. IV, 1902—1903.

C. Zeleny, Compensatory Regulation in the Regeneration of Hydroides dianthus. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XIII, 1902.

Ders., Compensatory Regulation. Journ. Exper. Zool., Vol. II, 1905.

18) Polarität, Heteromorphosen, Atavismus bei der Regeneration (S. 105).

V. Ariola, Rigenerazione naturale eteromorfica dell'oftalmopodite in Palinurus vulgaris. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XVIII, 1904.

C. R. Bardeen, Factors in Heteromorphosis in Planarians. Ebenda, Bd. XVI, 1903.

D. Barfurth, Experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßen bei Amphibien, ebenda, Bd. I, 1894.

Ders., Triton mit überschüssiger fünfzehiger Vordergliedmaße. Verhandl. d. Anatom. Ges. 1899.

Ders., Regeneration bei Wirbeltierembryonen. O. Hertwigs Handbuch, Vergl. Entwicklungsgeschichte, Bd. III, 1906.

G. Berthold, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation, Bd. II. Leipzig 1904.

E. Bordage, Sur la régénération tétramérique du tarse des Phasmides. Compt. rend. Ac. Sc., T. 124, Paris 1897.

Ders., Autotomie et régénération chez divers Arthropodes. Bull. scient. France et Belgique, T. XXXIX, 1905.

G. A. Boulenger, On the sealing of the reproduced tail in lizards. Proc. Zool. Soc. London 1888, Iguana 1891.

E. F. Byrnes, Regeneration in the anterior limbs in tadpobs of frogs. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XVIII, 1904.

Ders., On the skeleton of regenerated anterior limbs in the frog. Biol. Bull., Vol. VII, 1904.

O. Carlgren, Studien über Regenerations- und Regulationserscheinungen (Aktinien). Svenska Vietenskaps Akad. Handl., Bd. XXXVII, 1904.

M. Caullery et F. Mesnil, Sur un cas de ramification chez un Annélide. Zool. Anzeiger, Bd. XX, 1897.

P. Cerfontaine, Recherches expérimentales sur la régénération et l'Hétéromorphose chez Astroides et Pennaria. Arch. Biologie, T. XIX, 1903.

C. M. Child, Form-regulation in Cerianthus. Biol. Bull., Vol. VIII, 1905.

Ders., Relation between regulation and fission in Planaria, ebenda, Vol. XI, 1906.

A. C. Dimon, Regeneration of a heteromorphic tail in Allolobophora. Journ. Exp. Zool., Vol. I, 1904.

H. Driesch, Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. XIV, 1902.

Ders., Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.

R. Gast und E. Godlewski, Die Regulationserscheinungen bei *Pennaria Cavolinii*. Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. XVI, 1903.

John van Duyne, Über Heteromorphose bei Planarien. Archiv für ges. Phys., Bd. LXIV, 1896.
A. Giard, Polydactylie chez Pleurodeles. Compt. rend. Soc. Biol., Vol. II, 1895.
Ders., Sur les régénérations hypotypiques. Ebenda, Vol. IV, 1897.
K. Goebel, Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora Erg.-Bd, 1905.
C. W. Hahn, Dimorphism and regeneration in Metridium. Journ. Exp. Zool., Vol. II, 1905.
A. P. Hazen, Regeneration of head instead of a tail in an Earthworm. Anatom. Anzeiger, Bd. XVI, 1899.
C. Herbst, Über die Regeneration antennenähnlicher Organe an Stelle von Augen. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. II, IX und XIII, 1896, 1899 und 1901.
J. M. Janse, Polarität und Organbildung bei Caulerpa prolifera. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XLII, 1906.
H. D. King, Regeneration in *Tubularia crocea*. Biol. Bull., Vol. VI, 1904.
G. Klebs, Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl., Bd. XXIV, 1904.
Ders., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
Ders., Über künstliche Metamorphosen. Abh. d. Nat. Ges., Bd. XXV, Halle 1906.
L. Kny, Umkehrversuche mit Ampelopsis quinquefolia und Hedera helix. Bericht d. D. Botan. Ges., Bd. VII, 1889.
E. Korschelt, Über Doppelbildungen bei Lumbriciden. Zoolog. Jahrb. Suppl. VII. Jena 1904.
J. Loeb, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. Würzburg 1891 u. 1892.
W. Minckert, Über Regeneration bei Comatuliden etc. Archiv für Naturgeschichte, Bd. LXXI, I. 1905.
Ders., Das Genus Promachocrinus, zugleich ein Beitrag zur Farnistik der Antarctis. Zoolog. Anz., Bd. XXVIII, 1905.
T. H. Morgan, Regeneration in Planarians, Achiv für Entwicklungsmechanik, Bd. X, 1900.
Ders., Growth and regeneration in Planarians. Ebenda, Bd. XIII, 1901.
Ders., Heteromorphosis in Planaria maculata. Ebenda, Bd. XVII, 1904.
Ders., Regeneration of heteromorphic tails in posterior pieces of Planaria. Journ. Exp. Zool., Vol. I, 1904.
Ders. (und N. M. Stevens), Experiments on Polarity in Tubularia. Ebenda, Vol. I, 1904.
Ders., An attempt to anlyze the phenomena of Polarity in Tubularia. Ebenda, Vol. I, 1904.
Ders., „Polarity" considered as a phenomenon of gradation of materials. Ebenda, Vol. II, 1905.
F. Noll, Über Umkehrungsversuche mit Bryopsis. Ber. D. Botan. Ges., Bd. XVIII, 1900.
Ders., Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Zentralbl., Bd. XXIII, 1903.
J. Nusbaum, Heteromorphosen bei der Regeneration der älteren Forellenembryonen. Anat. Anz., Bd. XXII, 1902.
E. Schultz, Verhältnis der Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung. Biol. Zentralbl., Bd. XXII, 1902.
Ders., Atavistische Regeneration beim Flußkrebs. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XX, 1905.
E. Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.
F. Tobler, Über Regeneration und Polarität etc. bei Polysiphoneen und anderen Algen Jahrbuch für wissenschaftl. Botanik, Bd. XLII, 1906.
G. Tornier, Über Hyperdactylie, Regeneration und Vererbung. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. III u. IV, 1896.
H. Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreich. Leipzig 1878.

H. Vöchting, Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrbuch für wissenschaftl. Botanik, Bd. XXXIV, 1899.

Ders., Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Botan. Zeitung VI—VIII, 1906.

W. Voigt, Künstlich hervorgerufene Neubildung von Körperteilen bei Strudelwürmern. Sitz.-Bericht Niederrh. Ges. für Naturk. 1899.

F. Werner, Über die Schuppenbekleidung des regenerierten Schwanzes bei den Eidechsen. Sitzungsbericht Akad. Wien, Bd. CV, 1896.

H. Winkler, Über Polarität, Regeneration und Heteromorphosen bei Bryopsis, Jahrbuch für wissenschaftl. Botanik, Bd. XXXV, 1900.

19) Unvollständige und mangelhafte Ausbildung der Regenerate (S. 124).

Eine Zusammenstellung der Fälle unexakter und defektiver Ausbildung gibt Przibram in seinem eingangs angeführten Referat (1902), auf welches hier verwiesen sei.

A. Buschkiel, Abnorm starke Flossenbildung bei verschiedenen Fischen und Zur Frage nach dem Ursprung der abnormen Flossenbildung bei Fischen. Wochenschr. für Aquarien- und Terrarienkunde, 3. u. 4. Jahrgang, 1906 u. 1907.

E. F. Byrnes, Regeneration of the anterior limbs in the frog. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XVIII, und Biol. Bull., Vol. VII, 1904.

H. Driesch, Organische Regulationen. Leipzig 1901.

C. W. Hargitt, Experimental Studies on Hydromedusae. Biol. Bull. Vol. I, 1900.

T. H. Morgan, Regeneration. New-York 1901.

G. Tornier, Über Amphibiengabelschwänze und einige Grundgesetze der Regeneration. Zool. Anz., Bd. XXIII, 1900.

Ders., Kampf der Gewebe im Regenerat bei Begünstigung der Hautregeneration. Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. XXII, 1906.

Ders., Kampf der Gewebe im Regenerat bei Mißverhalten des Unterhautbindegewebes. Ebenda, Bd. XXII (H. 4, Dezember), 1906.

20) Superregenerate, Doppel- und Mehrfachbildungen (S. 129).

Über Superregenerationen und Doppelbildungen, wie über Mißbildungen überhaupt gibt es eine ungemein ausgedehnte Literatur; hier kann außer auf die unten genannten zusammenfassenden Werke nur auf einige besonders in Betracht kommende Abhandlungen hingewiesen werden.

D. Barfurth, Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßenteile (Polydactylie) bei den Amphibien. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. I, 1894.

Ders., Die experimentelle Herstellung der Cauda bifida bei Amphibienlarven. Ebenda, Bd. IX, 1899.

Ders., Regeneration bei Wirbeltierembryonen in O. Hertwigs Handbuch der Vergl. Entwicklungsgesch., Bd. III, 3, 1906.

W. Bateson, Materials for the study of Variation. London 1894 (enthält Beschreibungen von überzähligen Bildungen bei sehr verschiedenen Tierformen).

E. F. Byrnes, Regeneration of double tentacles in the head of Nereïs dumerilii. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XXI, 1906.

J. van Duyne, Heteromorphose bei Planarien. Archiv für ges. Physiol., Bd. LXIV, 1896.

G. T. Hargitt, Budding tentacles of Gonionemus. Biol. Bull., Vol. VI, 1904.

F. Kopsch, Organisation der Hemididymi und Anadidymi der Knochenfische. Internat. Monatsschr. für Anat. u. Phys., Bd. XVI, 1899.

E. Korschelt, Doppelbildungen bei Lumbriciden. Zool. Jahrb., Suppl. VII, 1904.

F. Marchand, Die Mißbildungen. Real-Enzyklopädie Ges. Heilkunde 1897.

T. H. Morgan, Regeneration. New-York 1901.

H. Przibram, Regeneration bei Crustaceen. Arb. Zool. Wien, Bd. XI, 1899.

O. Schultze, Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven etc. Arch. für Entwicklungsmechanik, Bd. I, 1894.

E. Schwalbe, Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. 1. u. 2. Teil, Jena 1906 u. 1907.

H. Spemann, Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen. Sitzungsber. Physik. Med. Ges. Würzburg 1900.

G. Tornier, Über Hyperdactylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. III u. IV, 1896.

Ders., Über Schwanzregeneration und Doppelschwänze bei Eidechsen. Sitzungsber. Ges. Naturfreunde. Berlin 1897.

Ders., Über Amphibiengabelschwänze und einige Grundgesetze der Regeneration. Zool. Anz., Bd. XXIII, 1900.

Ders., Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillungsbildungen. Zool. Anz., Bd. XXIV, 1901.

Ders., Überzählige Bildungen und die Bedeutung der Pathologie für die Biontotechnik. Verhandl. Internat. Kongreß. Berlin 1901 (1902).

Ders., Entstehen von Vorderfuß-Hyperdactylie bei Cervusarten. Morpholog. Jahrb. Bd. XXXI, 1903.

Ders., An Knoblauchskröten experimentell entstandene überzählige Hintergliedmaßen. Arch. für Entwicklungsmech., Bd. XX, 1905.

C. Zeleny, Regeneration of a double chela in the Fiddler Crab (Gelasimus pugilator) in place of a normal single one. Biol. Bull., Vol. IX, 1905.

---

21) Innere Faktoren der Regeneration und ihre Beeinflussung durch das Nervensystem (S. 141).

Die Beeinflussung der Regenerations- und Entwicklungsvorgänge ist ein in neuerer Zeit sehr häufig behandeltes Thema. Hier greifen Regenerations- und Entwicklungserscheinungen noch mehr als sonst ineinander, was sich auch in der obigen Behandlung dieser Fragen zu erkennen gibt. Zur Entscheidung konnten diese bisher noch verhältnismäßig wenig gebracht werden, wohl aber hat man auf verschiedenen Wegen nach ihrer Beantwortung gesucht. Das ganze Gebiet ist noch im Fluß, wie dies aus der ihm oben zu Teil gewordenen Behandlung ohne weiteres hervorgehen dürfte. Von Literatur kann hier nur die folgende genannt und muß im übrigen auf die zusammenfassenden Werke, speziell auf die von Barfurth, wie auf seine Darstellung in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklunggeschichte verwiesen werden.

D. Barfurth, Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? Verhandl. Anatom. Ges. (Bonn) Jena 1901.

Ders., Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen. O. Hertwigs Handb. Vgl. Entwicklungsgesch., Bd. III, 3, 1906.

A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

H. Braus, Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven. Verhandl. Anat. Ges. Jena 1904.

J. Carrière, Studien über Regenerationserscheinungen bei Wirbellosen. Würzburg 1880.

A. Černý, Versuche über Regeneration bei Süßwasserschnecken. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XIX, 1905.

C. M. Child, Studies on Regulation. Archiv für Entwicklungsmechanik 1905, Bd. XIX. u. XX. Journal of Experimental Zoology, Vol. I u. II, 1905. Biol. Bull. Vol. VI—XI, 1905 u. 1906.

E. Godlewski, Versuche über den Einfluß des Nervensystems auf die Regenerationserscheinungen der Molche. Bull. Akad. Sc. Krakau 1904.

K. Goldstein, Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage nach dem Einfluß des Zentralnervensystems und die embryonale Entwicklung und Regeneration. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XVIII, 1904.

R. G. Harrison, An experimental study of the relation of the nervous system to the developing musculature in the embryo of the frog. Americ. Journ. of Anat. Vol. III, 1904.

Ders., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Archiv für mikrosk. Anat., Bd. LXIII, 1904.

C. S. Hines, The influence of the nerve on the regeneration of the leg of Diemyctylus. Biol. Bull., Vol. X, 1906.

E. Joest, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. V, 1897.

H. D. King, Regeneration in Asterias vulgaris. Ebenda, Bd. VII u. IX, 1898 u. 1900.

J. Loeb, Hat das Zentralnervensystem einen Einfluß auf den Vorgang der Larvenmetamorphose. Ebenda, Bd. IV, 1897.

R. Monti, La rigenerazione nelle Planarie marine. Mem. R. Inst. Lomb. Sc. Lett. Math.-nat. Cl., Vol. XIX, 1900.

T. H. Morgan, Experimental Studies of the international factors of regeneration in the Earthworm. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XIV, 1902.

Ders., Incomplete anterior regeneration in the absence of the brain in Leptoplana littoralis. Biol. Bull., Vol. IX, 1905.

Ders. und S. E. Davis, The international factor in the regeneration of the tail of the tadpole. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XV, 1903.

H. Przibram, Experimentelle Studien über Regeneration. Ebenda, Bd. XI, 1901.

Ders., Die Heterochelie bei decapoden Crustaceen. Ebenda, Bd. XIX, 1905.

O. Rabes, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Ebenda, Bd. XIII 1902.

E. Rignano, Die zentro-epigenetische Hypothese und der Einfluß des Zentralnervensystems auf embryonale Entwicklung und Regeneration. Ebenda, Bd. XXI, 1906.

R. Rubin, Versuche über die Beziehung des Nervensystems zur Regeneration bei Amphibien. Ebenda, Bd. XVI, 1903.

A. Schaper, Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Ebenda, Bd. VI, 1898.

G. Tornier, Der Kampf der Gewebe im Regencrat etc. I, II. Ebenda, Bd. XXII, 1906.

E. B. Wilson, Notes on the reversal of asymmetry in the regeneration of the chelae in Alpheus heterochelis. Biol. Bull., Vol. IV, 1903.

G. Wolff, Die physiologische Grundlage der Lehre von den Degenerationszeichen. Virchows Archiv, Bd. CLXIX, 1902.

C. Zeleny, Compensatory Regeneration. Journ. Exp. Zool., Vol. II, 1905.

Ders., The relation of the degree of injury to the rate of Regeneration. Ebenda, Vol. II, 1905.

22) Beziehungen der Regeneration zum Fortpflanzungszustand, zur Ernährung und zum Alter der Tiere (S. 155).

C. R. Bardeen, Physiology of the Planaria maculata etc. Americ. Journ. d. Physiol., Vol. V, 1901.

A. Bauer, Régénération des membres etc. de grenouille. Arch. Anat. et Physiol., T. XLI, 1905.

D. Barfurth, Entwicklung und Regeneration der Chorda dorsalis bei den urodelen Amphibien. Anatom. Anzeiger, Bd. VI, 1891.

Ders., Zur Regeneration der Gewebe. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. XXXVII, 1891.

Ders., Versuche zur funktionellen Anpassung. Ebenda, Bd. XXXVII, 1891.

Ders., Experimentelle Untersuchungen über Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anatom. Hefte IX, 1893.

Ders. und O. Dragendorff, Versuche über die Regeneration des Auges und der Linse beim Hühnerembryo. Verhandl. d. Anatom. Ges. (Halle). Jena 1902.

K. Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., Bd. XXII, 1902.

Ders., Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora, Erg.-Bd., 1905.

E. H. Harper, Notes on regeneration in Stylaria lacustris. Biol. Bull., Vol. VI, 1904.

C. Herbst, Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901.

J. Hirschler, Studien über Regenerationsvorgänge bei Lepidopteren-Puppen. Anatom. Anzeiger, Bd. XXIII, 1903.

P. Kammerer, Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven vom Alter. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XIX, 1905.

F. Kopsch, Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens etc. Verhandl. d. Anatom. Ges. (Kiel). Jena 1898.

F. R. Lillie, Notes on regeneration in Planarians. Americ. Naturalist, Vol. XXXIV, 1900.

T. H. Morgan, Regeneration. New-York 1901.

J. Nusbaum und S. Sidoriak, Regenerationsvorgänge nach künstlichen Verletzungen bei älteren Bachforellenembryonen. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. X, 1900.

W. Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryos. Ges. Abhandl., II, N. 27, S. 836.

G. Tornier, Über Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. III, 1896.

Ders., Bein- und Fühlerregeneration bei Käfern. Zool. Anzeiger, Bd. XXIV, 1901.

J. Werber, Regeneration der Kiefer bei der Eidechse. Ebenda, Bd. XIX, 1905.

Ders., Regeneration des Fühlers und Auges beim Mehlkäfer (Tenebrio molitor). Ebenda, Bd. XIX, 1905.

---

23) Regeneration und Temperatur, Licht-, Kontakt-, Schwerkraftwirkung (S. 162).

A. Bauer, Régénération des membres amputés chez le têtard de grenouille. Journ. Anat. et Phys., T. XLI, 1905.

C. B. Davenport, Experimental Morphology, II, S. 365 (Beobachtungen von J. L. Frazeur). New-York 1899.

A. J. Goldfarb, Experimental study of light as a factor in the regeneration. Journ. Exp. Zool., Vol. III, 1906.

H. D. King, Further studies on regeneration in *Hydra viridis*. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XVI, 1903.

F. R. Lillie und F. P. Knowlton, On the effect of temperature on the development of animals. Zool. Bull., Vol. I, 1898.

J. Loeb, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere, II. Organbildung und Wachstum. Würzburg 1892.

Ders., On some facts and principles of physiological Morphology. Biol. Lect., Woods Holl 1893/94.

Ders., Über den Einfluß des Lichts auf die Organbildung bei Tieren. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie, Bd. LXIII, 1896.

Ders., Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkung. Ebenda, Bd. LXVI, 1897.

F. Peebles, The effect of temperature on the regeneration of Hydra. Zool. Bull., Vol. II, 1899.

Dies., Experiments in regeneration and in grafting of Hydrozoa. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. X, 1900.

A. Schaper, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Radiumstrahlen auf embryonale und regenerative Entwicklungsvorgänge. Anatom. Anz., Bd. XXV, 1904.

---

24) (S. 170). Nicht einen engen Zusammenhang, sondern vielmehr einen Gegensatz zwischen Regeneration und Transplantation hat man darin finden wollen, daß (nach der Auffassung von Y. Delage, 1895) die Zellen der Wunde es ablehnen, sich miteinander zu vereinigen, da sie besseres zu tun haben, nämlich die ihnen fehlenden Teile wieder zu ergänzen. Dementsprechend wäre die Transplantation vorzugsweise an solchen Organismen leicht auszuführen, denen die Regenerationsfähigkeit mangelt, wofür die Pflanzen ein Beispiel darböten. A. Giard (1896) hat diese Auffassung hauptsächlich mit dem Hinweis darauf zurückgewiesen, daß die Transplantation auch bei sehr regenerationsfähigen Tieren, wie Süßwasserpolypen, Lumbriciden und Amphibienlarven, ausführbar sei. Überdies ließe sich den Pflanzen nicht ohne weiteres das Regenerationsvermögen absprechen, wie ja auch aus dem weiter oben (S. 9ff.) über die Regenerationserscheinungen bei den Pflanzen mitgeteilten hervorgeht.

---

25) (S. 172). Autoplastische Transplantationen (Autoplastik) nennt man in der Chirurgie die Übertragung eines lebenden Körperteils auf eine andere Körperstelle desselben Individuums; von Heteroplastik spricht man, wenn der betreffende Körperteil von einem anderen Individuum herstammt, jedoch scheint man dafür auch die Bezeichnung Homoplastik zu verwenden. Außerdem aber gebraucht man den Ausdruck „Heteroplastik" auch noch in einem anderen Sinn, nämlich für den Ersatz eines defekten Teils durch fremdartiges, lebloses Material, für welches Verfahren F. Marchand, dessen Ausführungen (in seinem Buch über Wundheilung und Transplantation, 1901, S. 373) wir dabei folgen, den Namen „Alloplastik" vorschlägt. Auf dieses letztere Verfahren einzugehen, liegt hier keine besondere Veranlassung vor und es sei in dieser Beziehung hauptsächlich auf die von Marchand (S. 352ff.) gegebene Darstellung verwiesen, ebenso wie auf seine systematische Behandlung der für die Chirurgie und pathologische Anatomie wichtigen Transplantationsmethoden, sowie auch die damit verbundene Darstellung der Geschichte des Gegenstands.

26) (S. 174). Zusammenfassende Darstellungen über die bei Protozoen beobachteten vorübergehenden oder dauernden Verschmelzungen der Protoplasmakörper finden sich in Bütschlis Bearbeitung der Protozoen (Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 1. Abteilung, S. 153, 1880—1882), sowie in A. Langs, Lehrbuch der Vergl. Anatomie, 2. Aufl., 2. Lief. Protozoen, S. 253 ff, 1901). Es braucht dabei kaum besonders bemerkt zu werden, daß bei diesen Vorgängen zwischen den in Verbindung mit der (geschlechtlichen) Fortpflanzung (Konjugation) auftretenden und den aus anderen Gründen sich vollziehenden Vereinigungen unterschieden werden muß.

---

27) (S. 221). Ganz neuerdings hat Spemann abermals zur Diskussion des „Linsenproblems" das Wort ergriffen (Zool. Anzeiger, Bd. XXXI) und auf Grund neuer Transplantationsversuche an Embryonen seine wie die Angaben anderer Autoren hinsichtlich des Materials für die Linsenbildung zum Teil eingeschränkt, zum Teil aber weiter ausgeführt. Die durch Umkehrung der Augenanlagen gewonnenen interessanten Ergebnisse konnten schon im Text erwähnt werden; eine eingehendere, besonders auch bildliche Darstellung der Resultate dieser Versuche ist noch zu erwarten.

---

28) (S. 230). Über das Erhaltenbleiben oder Untergehen der auf andere Tierarten und den Menschen verpflanzten Hautläppchen oder Hornhautstücke sind die Meinungen geteilt. Den einander widerstreitenden Anschauungen zu folgen, ist hier nicht möglich. Es sei deshalb auf die schon genannte Literatur, besonders auf Marchands zusammenfassenden Bericht über Transplantation und die von ihm angegebene Literatur (S. 434, 397 und LII—LIII), sowie noch auf die speziellen Arbeiten von Hippel und Ribbert verwiesen.

---

29) (S. 238). Hinsichtlich der bei der Transplantation der Pflanzen stattfindenden Beeinflussung eines oder beider Komponenten konnten von den darüber existierenden Angaben nur die besonders charakteristischen herausgegriffen werden; im übrigen sei auf Vöchtings eigene Ausführungen, sowie auf die zusammenfassenden Darstellungen in den Lehrbüchern von Pfeffer (Pflanzenphysiologie II, S. 214 ff. 1904), Jost (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1904, S. 405 ff.), O. Hertwig (Allgemeine Biologie 1906, S. 499 ff.) verwiesen.

---

30) Literatur über Transplantation (S. 170).

E. Arendt, Transplantation der Ovarien bei Kaninchen und Katzen. Verhandl. Ges. Deutscher Naturforscher und Ärzte zu Düsseldorf (70. Vers.) II, 2 (Abteilung für Gynäkologie) S. 173, 1898.

A. Banchi, Sviluppo degli arti abdominali del bufo vulgaris innestati in sede anomala. Monit. zool. Ital. Anno 15, 1904.

E. T. Bell, Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung des Auges bei Froschembryonen. Archiv für mikr. Anat., Bd. LXVIII, 1906.

Ders., Experimental studies on the development of the eye and the nasal cavities in frog embryos. Anat. Anz., Bd. XXIX, 1906.

P. Bert, De la greffe animale. Paris 1863.

Ders., Recherchez expérimentales pour servir à l'histoire de la vitalité propre des tissus animaux. Paris 1866.

G. Born, Die künstliche Vereinigung lebender Teilstücke von Amphibienlarven. Jahresber. Schles. Ges. Vaterl. Kultur 1894. Verhandl. Anat. Ges. Basel (Anat. Anz.) 1895.
Ders., Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. IV, 1897.
H. Braus, Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven. Verhandl. Anat. Ges. XVIII, Jena (Anat. Anz., Bd. XXV) 1904.
Ders., Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anzeiger, Bd. XXVI, 1905.
A. Carrel, La technique opératoire des anastomoses vasculaires et la transplantation des viscères. Lyon médical 1902 (zitiert nach R. Stich etc.).
H. E. Crampton, An experimental study upon Lepidoptera. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. IX, 1900.
H. Cristiani, Vitalité des tissus séparés de l'organisme. C. rend. Soc. Biol. T. LV, Paris 1903.
Ders., Réimplantation de greffes thyroïdiennes réussies. Ebenda, T. LV, 1903.
J. Delage, La structur du Protoplasma et les théories sur l'Hérédité (p. 107). Paris 1895.
H. Driesch, Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. X, 1900.
Ders., Neue Regulationen bei Tubularia. Ebenda, Bd. XIV, 1902.
Ders., Von der Entwicklung vor der Befruchtung verschmolzener Eier (Aphorismen zur Entwicklungsphysiologie). Ebenda, Bd. XVII, 1903.
T. Garbowski, Über Blastomerentranspiantation. Bull. Acad. Cracovie 1904.
C. Garré, Transplantationen in der Chirurgie. (Vortrag von der 78. Vers. D. Naturf. u. Ärzte.) Münchener Medizin. Wochenschrift 41, Bd. LIII, 1906.
Gregorieff, Die Schwangerschaft bei der Transplantation der Eierstöcke. Zentralblatt für Gynaecol., No. 22, 1897.
M. A. Giard, Y a-t-il antagonisme entre la „Greffe" et la „Régénération". C. rend. Soc. Biol. 10e sér., T. III, 1896.
O. Gross, Transplantationsversuche an Hartgebilden des Integuments etc. bei Teleostiern und Amphibien. Inaug. Diss. Basel 1906.
C. W. Hargitt, Experimental studies upon Hydromedusae. Biol. Bull., Vol. I, 1900.
R. G. Harrison, The growth and regeneration of the tail of the frog larva. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. VII, 1898.
Ders., On the differentiation of muscular tissue when removed from the influence of the nervous system. Proc. Ass. Americ. Anatom. (Americ. Journ. of Anatomy, Vol. II) 1903.
Ders., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane und der Seitenlinien bei den Amphibien. Archiv für mikros. Anatomie, Bd. LXIII, 1904.
A. P. Hazen, The regeneration of a head instead of a tail in an earthworm. Anatom. Anzeiger, Bd. XVI, 1899.
W. Heape, On the transplantation of the mammalian ova within an uterine foster-mother. Proc. Roy. Soc., Vol. XLVII u. XLVIII, 1890.
M. Hefferan, Experiments in Grafting Hydra. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XIII, 1902.
A. Herlitzka, Sul trapiantamento dei testicoli. Ebenda, Bd. IX, 1900.
Ders., Recherches sur la transplantation. Transplantation des ovarires. Archives italiennes de Biologie, T. XXXIV, Turin 1900.
Ders., Einiges über Ovarientransplantation. Biol. Zentralbl., Bd. XX, 1900.
A. v. Hippel, Über Transplantation der Kornea. Archiv für Ophthalmologie, Bd. XXIV, 1878.
Ders., Eine neue Methode der Hornhauttransplantation. Ebenda, Bd. XXXIV, 1888.

F. A. Janssens, Production artificielle de larves géantes et monstreuses chez l'Arbacia. La Cellule, T. XXI, 1904.

P. Jensen, Über individuelle physiologische Unterschiede zwischen Zellen. Archiv für ges. Physiologie, Bd. LXII, 1896.

E. Joest, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. V, 1897.

L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena 1904.

H. D. King, Observations and experiments on Regeneration in Hydra viridis. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XIII, 1902.

Dies., Further studies in Regeneration in *Hydra viridis*. Ebenda, Bd. XVI, 1903.

Dies., Experimental studies on the eye of the frog embryo. Ebenda, Bd. XIX, 1905.

E. Knauer, Über Ovarientransplantation. Wiener Medizin. Wochenschrift, No. 49, 1899, und Archiv für Gynäkologie, Bd. LX, 1900.

E. Korschelt, Bericht über Joests Transplantationsversuche an Regenwürmern. Sitzungsbericht Ges. Naturwiss. Marburg 1895.

Ders., Über Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden. Verhandl. der D. Zoolog. Gesellsch. 1898.

Ders., Versuche an Lumbriciden und deren Lebensdauer etc. Ebenda 1906.

E. Küster, Rhinoplastik aus dem Arm. Verhandl. des D. Chirurg. Kongreß 18, IV 1894.

O. Levy, Entwicklungsmechanische Versuche am Embryo von *Triton taeniatus*. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XX, 1906.

W. H. Lewis, Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. Americ. Journ. Anat. I. On the origin of the lens, Vol. III, 1904.

Ders., II. On the Cornea. Journ. exp. Zool., Vol. II, 1905.

A. Limon, Sur la transplantation des ovaires. Réun. Biol. Nancy 1904.

H. Lindemuth, Über vegetative Bastardierung durch Impfung. Landwirtschaftl. Jahrbücher, Bd. VII, 1877.

Ders., Das Verhalten durch Kopulation verbundener Pflanzenarten. Bericht der D. Botan. Ges., Bd. XIX, 1901.

L. Loeb, Über Transplantation von weißer Haut auf einen Defekt in schwarzer Haut und umgekehrt etc. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. VI, 1897.

A. Lode, Zur Transplantation der Hoden bei Hähnen. Wiener klin. Wochenschr., 8. Jahrg., S. 345, 1895.

F. Marchand, Wundheilung und Transplantation. Deutsche Chirurgie 1901.

E. Mencl, Ein Fall von beiderseitiger Augenlinsenbildung während der Abwesenheit von Augenblasen. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XVI, 1903.

A. Meyer, Referat über E. Strasburgers Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Botan. Zeitung, 60. Jahrg. II, 7, 1902.

L. V. Morgan, Regeneration of grafted pieces of Planarians. Journ. exp. Zool. Vol. III, 1906.

T. H. Morgan, The formation of the embryo from two blastulae. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. II, 1895.

Ders., Regeneration in Bipalium. Ebenda, Bd. IX, 1900.

Ders., Regeneration. New-York 1901.

W. Müller, Zur Frage der Osteoplastik. Verhandl. der 72. Vers. D. Naturf. u. Ärzte. (Aachen) 1906.

F. Peebles, Experiments in Regeneration and in Grafting of Hydrozoa. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. X, 1900.

S. Prowazek, Beiträge zur Plasmaphysiologie. Biol. Zentralbl., Bd. XXI, 1901.

O. Rabes, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. XIII, 1901.

H. W. Rand, The regulation of graft abnormalities in Hydra. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. IX, 1900.

H. Ribbert, Über Veränderungen transplantierter Gewebe. Ebenda, Bd. VI, 1897.

Ders., Über Transplantation von Ovarium, Hoden und Mamma. Ebenda, Bd. VII, 1898.

Ders., Über Transplantation auf Individuen anderer Gattung. Verhandl. d. Pathol. Ges. Breslau 1904.

Ders., Beiträge zur Regeneration und Transplantation. Deutsche med. Wochenschrift 1904.

Ders., Transplantation der Cornea. Zentralbl. f. pathol. Anat. Bd. XV, 1904.

W. Roux, Der züchtende Kampf der Teile im Organismus oder die Teilauslese im Organismus (Theorie der funktionellen Anpassung) 1881; auch in Ges. Abhandl., Bd. II, S. 404.

S. Saltykow, Über Transplantation zusammengesetzter Teile. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. IX, 1900.

A. Schaper, Über einige Fälle atypischer Linsenentwicklung unter abnormen Bedingungen. Anatom. Anzeiger, Bd. XXIV, 1904.

W. Schultz, Transplantation von Ovarien auf männliche Tiere. Zentralbl. f. pathol. Anat., Bd. XI, 1900.

H. Spemann, Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der Linsenbildungszellen. Zool. Anzeiger, Bd. XXVIII, 1905.

Ders., Über eine neue Methode der embryonalen Transplantation. Verhandl. d. D. Zool. Ges. (Marburg) 1906.

Ders., Über embryonale Transplantation. Vortrag auf der 78. Vers. D. Naturf. u. Ärzte, (Stuttgart) Naturwissenschaftl. Rundschau, 21. Jahrg. 1906.

Ders., Neue Tatsachen zum Linsenproblem. Zool. Anzeiger, Bd. XXXI, 1907.

R. Stich, M. Mattkas und C. E. Dowman, Beiträge zur Gefäßchirurgie. Zirkuläre Arteriennaht und Gefäßtransplantationen. Beitr. zur klin. Chirurgie, Bd. LIII, 1907.

H. Stilling, Die Entwicklung transplantierter Gewebsteile. Verhandl. d. D. Pathol. Ges. 1903.

Ders., Über das Ergebnis der Transplantation von Nebennierengewebe. Beitr. zur pathol. Anat. und allgem. Pathol. 1904, Bd. XXXVII.

E. Strasburger, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XXXVI, 1901.

Thiersch, Über die feineren anatomischen Veränderungen bei der Aufheilung von Haut auf Granulationen. Archiv f. klin. Chirurgie, Bd. XVII, 1874.

Ders., Über Hautverpflanzung. Verhandl. d. D. Ges. f. Chirurgie, Bd. XV, 1886.

C. Timann, Die operative Behandlung der Spina ventosa. — Nebst freier Autoplastik etc. Inaug.-Diss. Rostock (Beitr. z. Klin. Chir. Bd. XXXVI) 1902.

M. Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Archiv für Physiologie, Bd. LI, 1892.

H. Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.

G. Wetzel, Transplantationsversuche mit Hydra. Archiv für mikros. Anat., Bd. XLV, 1895, u. Bd. LII, 1898.

R. Zoja, Alcune richerche morfologiche e fisiologiche sull'Hydra. Pavia 1890.

Autoren- und Sachregister.

C.

D.

E.

F.

G.

H.

J.

K.

L.

M.

N.

O.

P.

Qu.

R.

S.

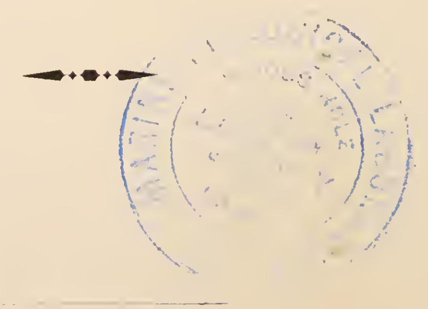
U.

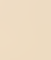
V.

W.

Y.

Z.





Druck von Ant. Kämpfe, Jena.